

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Zoología y Antropología Física



TESIS DOCTORAL

**Los tardígrados terrestres de la Sierra de Guadarrama :
diversidad, taxonomía y filogenia**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

Noemí Guil López

DIRECTORES:

Ana I. Camacho Pérez
Annie Machordom Barbé

Madrid, 2015

002000002

LOS TARDÍGRADOS TERRESTRES DE LA SIERRA DE GUADARRAMA: DIVERSIDAD, TAXONOMÍA Y FILOGENIA



R: 39.478

NOEMÍ GUIL LÓPEZ
SEPTIEMBRE 2004



LOS TARDÍGRADOS TERRESTRES DE LA SIERRA DE GUADARRAMA: DIVERSIDAD, TAXONOMÍA Y FILOGENIA

Memoria presentada por NOEMÍ GUIL LÓPEZ para optar al Grado de Doctor

Noemí Guil López

Vº Bº Directora de Tesis

Dra. Ana I. Camacho Pérez

Vº Bº Directora de Tesis

Dra. Annie Machordom Barbé

Vº Bº Tutor de Tesis

Dr. Juan Pérez Zaballos

SEPTIEMBRE DE 2004

*A vosotros por estar siempre ahí,
por vuestro amor, por todo.
A mi Familia.*

SÓCRATES: ¿Qué es peor, a tu juicio, cometer injusticia o recibirla?

POLO: En mi opinión, recibirla.

SÓCRATES: ¿Y qué es más feo, cometer injusticia o recibirla?

POLO: Cometerla.

SÓCRATES: [.....]Dejemos esto así. Examinemos a continuación el segundo punto sobre el que teníamos distinta opinión. ¿Cuál es el mayor de los males: que el que comete injusticia reciba su castigo, como tú creías, o que no lo reciba, como creía yo?."

Gorgias, 474-476

"[.....] Es probable que cualquier vida extraterrestre que podamos hallar sea mucho más primitiva o mucho más avanzada. Si es más avanzada, ¿por qué no se ha diseminado por la galaxia y ha visitado la Tierra?. Si hubieran venido extraterrestres, se habría notado: habría sido más como la película *Independence Day* que como *E.T.* [.....] Una explicación más razonable [a que los extraterrestres no nos hayan visitado todavía] es que la probabilidad de que se desarrolle vida en otros planetas o de que la vida llegue a ser inteligente sea muy baja. Como afirmamos que somos inteligentes, quizá sin mucha base para ello, tendemos a ver la inteligencia como una consecuencia inevitable de la evolución. Sin embargo, podemos cuestionarnos esto, ya que no resulta tan claro que la inteligencia tenga mucho valor para la supervivencia. Las bacterias se las arreglan muy bien sin inteligencia, y nos sobrevivirán si nuestra llamada inteligencia nos lleva a exterminarnos en una guerra nuclear. Así, puede ser que cuando exploremos la galaxia encontremos vida primitiva, pero no es probable que hallemos seres como nosotros."

El Universo en una cáscara de nuez, Stephen Hawking.

"[.....] Piensa que es bueno ser niño, pero que también es bueno ser adulto y poder analizar el misterio de la infancia, sus creencias y deseos. [.....]pensar que la infancia tiene sus propios secretos dulces y que confirma la mortalidad y que la mortalidad define todo el valor y el amor. Pensar que lo que ha mirado adelante también tiene que mirarlo atrás y que cada vida hace su propia limitación de la inmortalidad: una rueda."

It, Stephen King.

I. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	3
-------------------------------------	----------

II. INTRODUCCIÓN AL <i>PHYLUM</i> TARDIGRADA.....	7
--	----------

2.1.- MORFOLOGÍA EXTERNA.....	7
2.1.1.- Aspecto general.....	7
2.1.2.- Cutícula.....	8
2.1.3.- Estructuras cuticulares.....	10
2.1.4.- Uñas.....	12

2.2.- MORFOLOGÍA INTERNA.....	16
2.2.1.- Hemocele.....	16
2.2.2.- Sistema digestivo.....	16
2.2.3.- Sistema de excreción y osmorregulación.....	22
2.2.4.- Sistema muscular.....	25
2.2.5.- Sistema nervioso.....	25
2.2.6.- Órganos sensoriales.....	27
2.2.7.- Células neuroendocrinas.....	28
2.2.8.- Sistemas respiratorio y circulatorio.....	28

2.3.- REPRODUCCIÓN Y CICLO VITAL.....	28
2.3.1.- Aparato reproductor.....	28
2.3.1.1.- Aparato reproductor masculino.....	29
2.3.1.2.- Aparato reproductor femenino.....	31
2.3.1.3.- Aparato reproductor en hermafroditas.....	32
2.3.2.- Tipos de reproducción.....	33
2.3.2.1.- Sexual.....	33
2.3.2.2.- Partenogénesis.....	34
2.3.2.3.- Hermafroditismo.....	35
2.3.3.- Apareamiento y Fecundación.....	36
2.3.4.- Desarrollo.....	36
2.3.4.1.- Desarrollo embrionario. Huevos. Tipos de huevos.....	37
2.3.4.2.- Desarrollo postembrionario.....	38
2.3.5.- Ciclo vital.....	39

2.4.- MATERIAL GENÉTICO.....	40
-------------------------------------	-----------

2.5.- HISTORIA NATURAL.....	42
2.5.1.- Hábitats donde se han encontrado.....	42
2.5.1.1.- Hábitats marinos.....	42
2.5.1.2.- Hábitats limnoterrestres.....	43
2.5.2.- Patrones de distribución de abundancia.....	45
2.5.2.1.- Patrones generales de abundancia. Dinámica poblacional.....	46
2.5.2.2.- Proporción de sexos en las poblaciones.....	46
2.5.3.- Patrones de distribución de la riqueza de especies.....	47
2.5.4.- Efectos de las alteraciones del medio sobre los tardígrados.....	48
2.5.5.- Función de los tardígrados en los ciclos.....	49
2.5.6.- Asociación de los tardígrados con otros grupos animales.....	49

2.5.7.- Movimiento en los tardígrados.....	50
2.5.8.- Dispersión en los tardígrados.....	51
2.5.9.- Criptobiosis en los tardígrados.....	51
2.5.9.1.- Tipos de criptobiosis.....	51
2.5.9.2.- Proceso de la anhidrobiosis en los tardígrados.....	53
2.5.9.3.- Fisiología de anhidrobiosis en los tardígrados.....	53
2.5.9.4.- Supervivencia de los tardígrados criptobiontes.....	56
2.5.9.5.- Función de la criptobiosis en el <i>phylum Tardigrada</i>	57
2.5.9.6.- Criptobiosis y Biomedicina.....	58
2.6.- RECOLECCIÓN. MÉTODOS DE MONTAJE. CULTIVO.....	59
2.6.1.- Recolección.....	59
2.6.1.1.- Tardígrados marinos.....	59
2.6.1.2.- Tardígrados dulceacuícolas intersticiales.....	60
2.6.1.3.- Tardígrados muscícolas.....	60
2.6.1.4.- Tardígrados edáficos y de hojarasca.....	61
2.6.2.- Coloración.....	61
2.6.3.- Fijación	62
2.6.4.- Preparaciones permanentes.....	62
2.6.5.- Cultivo.....	63
2.7.- HISTORIA DEL ESTUDIO DE LOS TARDÍGRADOS.....	64
2.7.1.- Pasado del estudio de los tardígrados.....	64
2.7.2.- Estudios de los tardígrados en la Península Ibérica.....	73
2.7.3.- Clasificaciones del <i>phylum</i>	76
2.7.4.- Líneas de investigación actuales.....	78
2.8.- ESTUDIOS FILOGENÉTICOS DEL <i>PHYLUM</i> TARDIGRADA.....	80
2.8.1.- Relaciones filogenéticas del <i>phylum</i> Tardigrada con otros <i>phyla</i> de invertebrados.....	82
2.8.2.- Relaciones filogenéticas dentro del <i>phylum</i>	87
III. OBJETIVOS.....	95
IV. MATERIAL Y MÉTODOS.....	99
4.1.- DISEÑO DE MUESTREO.....	99
4.1.1.- Zona de estudio.....	99
4.1.2.- Selección de los puntos de muestreo.....	100
4.2.- METODOLOGÍA EN EL CAMPO.....	110
4.2.1.- Técnica de muestreo en el campo.....	110
4.2.2.- Variables abióticas estudiadas.....	112
4.3.- METODOLOGÍA EN EL LABORATORIO.....	114
4.3.1.- Fijación y separación de las muestras.....	114
4.3.2.- Conservación y preparación del material para su observación con el microscopio óptico.....	116
4.3.3.- Identificación específica con el microscopio óptico.....	116
4.4.- ESTUDIO TAXONÓMICO.....	119

4.5.- BASE DE DATOS DE LOS TARDÍGRADOS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA E ISLAS CANARIAS, BALEARES Y CHAFARINAS.....	121
4.5.1.- Datos Bibliográficos.....	121
4.5.2.- Base de Datos.....	121
4.6.- APROXIMACIÓN A LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS EN TARDIGRADA.....	131
4.6.1.- Caracteres.....	136
4.6.2.- Tratamiento de los caracteres	159
4.6.3.- Grupos externos.....	161
4.6.4.- Análisis filogenéticos.....	162
4.6.5.- Medidas de la homoplasia de los caracteres.....	168
4.6.6.- Fiabilidad de los árboles.....	168
4.6.7.- Árboles consenso.....	169
4.7.- APROXIMACIÓN A LAS RELACIONES FENÉTICAS EN TARDIGRADA.....	169
4.7.1.- Caracteres.....	169
4.7.2.- Índices utilizados.....	170
4.7.3.- Análisis fenéticos.....	170
4.8.- ANÁLISIS PRELIMINAR DE LA DISTRIBUCIÓN DE LA BIODIVERSIDAD EN LA SIERRA DE GUADARRAMA.....	173
4.8.1.- Balances generales.....	174
4.8.2.- Análisis de la biodiversidad.....	175
V. RESULTADOS.....	183
5.1.- SUPERFICIE DE LA UNIDAD DE MUESTREO.....	183
5.2.- DISTRIBUCIÓN ACTUAL EN LA PENÍNSULA IBÉRICA E ISLAS BALEARES Y CHAFARINAS.....	188
5.3.- TAXONÓMICOS.....	228
5.3.1.- Claves mundiales de las clases, órdenes y familias.....	228
5.3.2.- Claves de los géneros y especies eutardígradas ibéricas.....	230
5.3.3.- Descripción de las especies encontradas en la Sierra.....	242
5.3.3.1.- <i>Milnesium tardigradum</i> Doyère, 1840.....	243
5.3.3.2.- <i>Milnesium eury stomum</i> Maucci, 1988 (1991).....	255
5.3.3.3.- <i>Milnesium tetralamellatum</i> Pilato y Binda, 1991.....	260
5.3.3.4.- <i>Astatumen trinacriae</i> (Arcidiacono, 1962).....	266
5.3.3.5.- <i>Diphascon (Adropion) prorsirostre</i> Thulin, 1928.....	272
5.3.3.6.- <i>Diphascon (Adropion) scoticum</i> (Murray, 1905).....	275
5.3.3.7.- <i>Diphascon (Diphascon) granifer</i> Greven, 1972	283
5.3.3.8.- <i>Diphascon (Diphascon) nodulosum</i> (Ramazzotti, 1957).....	288
5.3.3.9.- <i>Diphascon (Diphascon) pingue</i> (Marcus, 1936).....	292
5.3.3.10.- <i>Diphascon (Diphascon) recamieri</i> (Richters, 1911).....	300
5.3.3.11.- <i>Doryphoribius flavus</i> (Iharos, 1966).....	305
5.3.3.12.- <i>Eremobiotus alicatai</i> (Binda, 1969).....	312

5.3.3.13.- <i>Hebesuncus conjungens</i> (Thulin, 1911).....	316
5.3.3.14.- <i>Hypsibius camelopardis</i> Ramazzotti y Maucci, 1983.....	321
5.3.3.15.- <i>Hypsibius convergens</i> (Urbanowicz, 1925).....	324
5.3.3.16.- <i>Hypsibius dujardini</i> (Doyère, 1840).....	333
5.3.3.17.- <i>Hypsibius pallidus</i> Thulin, 1911.....	341
5.3.3.18.- <i>Isohypsibius marcellinoi</i> (Binda y Pilato, 1971).....	347
5.3.3.19.- <i>Isohypsibius prosostomus</i> (Thulin, 1928).....	351
5.3.3.20.- <i>Isohypsibius tetradactyloides</i> (Richters, 1907).....	357
5.3.3.21.- <i>Itaquascon placophorum</i> Maucci, 1972.....	362
5.3.3.22.- <i>Platicrista angustata</i> (Murray, 1905).....	369
5.3.3.23.- <i>Ramazzottius oberhaeuseri</i> (Doyère, 1840).....	374
5.3.3.24.- <i>Macrobiotus areolatus</i> Murray, 1907.....	387
5.3.3.25.- <i>Macrobiotus echinogenitus</i> Richters, 1904.....	394
5.3.3.26.- <i>Macrobiotus harmsworthi</i> Murray, 1907.....	401
5.3.3.27.- <i>Macrobiotus hufelandi</i> Schultze, 1833.....	408
5.3.3.28.- <i>Macrobiotus hyperboreus</i> Biserov, 1990.....	416
5.3.3.29.- <i>Macrobiotus hystricogenitus</i> Maucci, 1979.....	422
5.3.3.30.- <i>Macrobiotus macrocalix</i> Bertolani y Rebecchi, 1993.....	427
5.3.3.31.- <i>Macrobiotus</i> n.sp.....	433
5.3.3.32.- <i>Macrobiotus pallarii</i> Maucci, 1954.....	440
5.3.3.33.- <i>Macrobiotus persimilis</i> Binda y Pilato, 1972.....	447
5.3.3.34.- <i>Macrobiotus recens</i> Cuénot, 1932.....	452
5.3.3.35.- <i>Macrobiotus richtersi</i> Murray, 1911.....	457
5.3.3.36.- <i>Macrobitus sandrae</i> Bertolani y Rebecchi, 1993.....	467
5.3.3.37.- <i>Macrobiotus terminalis</i> Bertolani y Rebecchi, 1993.....	474
5.3.3.38.- <i>Minibiotus furcatus</i> (Ehrenberg, 1859).....	483
5.3.3.39.- <i>Minibiotus gumersindoi</i> n. sp.....	490
5.3.3.40.- <i>Murrayon dianae</i> (Kristensen, 1982).....	497
5.3.3.41.- <i>Echiniscus blumi</i> Richters, 1903.....	502
5.3.3.42.- <i>Echiniscus bisetosus</i> Heinis, 1908.....	516
5.3.3.43.- <i>Echiniscus canadensis</i> Murray, 1910.....	521
5.3.3.44.- <i>Echiniscus mediantus</i> Marcus, 1930.....	530
5.3.3.45.- <i>Echiniscus trisetosus</i> Cuénot, 1932.....	538
5.3.3.46.- <i>Echiniscus merokensis merokensis</i> Richetr, 1904.....	548
5.3.3.47.- <i>Echiniscus merokensis suecica</i> Thulin, 1911.....	556
5.3.3.48.- <i>Pseudechiniscus facettalis</i> (Petersen, 1951).....	562
5.3.3.49.- Incertidumbres taxonómicas.....	566
 5.4.- APROXIMACIÓN A LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS Y FENÉTICAS EN TARDIGRADA.....	 569
5.4.1.- Familias del <i>phylum</i> Tardigrada.....	569
5.4.2.- Géneros de la clase Eutardigrada.....	589
5.4.3.- Especies ibéricas de la clase Eutardigrada.....	627
 5.5.- ANÁLISIS PRELIMINAR DE LA BIODIVERSIDAD.....	 670
5.5.1.- Balance general de los resultados.....	670
5.5.1.1.- Variables ambientales en el estudio.....	670

5.5.1.2.- Balance de la presencia de las distintas categorías taxonómicas.....	682
5.5.1.3.- Ocupación territorial de los tardígrados en la Sierra de Guadarrama.....	685
5.5.1.4.- Balance por especie.....	687
5.5.2.- Análisis de la distribución de la biodiversidad en la Sierra de Guadarrama.....	693
5.5.2.1.- Curvas de acumulación.....	694
5.5.2.2.- Diferencias en el esfuerzo de muestreo.....	697
5.5.2.3.- Análisis de la diversidad por época del año.....	700
5.5.2.4.- Análisis de la diversidad por hábitat y sustrato.....	701
5.5.2.5.- Análisis de la diversidad por clases de altitud.....	706
5.5.2.6.- Análisis de la diversidad por tipo de vegetación.....	714
5.5.2.7.- Análisis de la diversidad en los musgos.....	717
5.5.2.8.- Análisis de la diversidad en los líquenes.....	722
5.5.2.9.- Análisis de la diversidad en los árboles y arbustos de la hojarasca.....	727
5.5.2.10.- Análisis de los índices de diversidad según la orientación de la muestra.....	730
5.5.2.11.- Análisis multivariante de los índices de diversidad con las variables ambientales.....	733
VI. DISCUSIÓN.....	743
6.1.- DISCUSIÓN TAXONÓMICA GENERAL.....	743
6.2.- EL <i>PHYLUM</i> TARDIGRADA EN LA PENÍNSULA IBÉRICA.....	745
6.3.- DATOS FILOGENÉTICOS Y FENÉTICOS.....	746
6.3.1.- Familias del <i>phylum</i> Tardigrada.....	746
6.3.2.- Géneros de la clase Eutardigrada.....	749
6.3.3.- Especies ibéricas de la clase Eutardigrada.....	760
6.4.- RESULTADOS DE LA DISTRIBUCIÓN DE LA BIODIVERSIDAD EN LA SIERRA DE GUADARRAMA.....	764
6.4.1.- Balance de la presencia de tardígrados.....	764
6.4.2.- Distribución de la diversidad de tardígrados.....	768
VII. CONCLUSIONES.....	775
VIII. BIBLIOGRAFÍA.....	781

AGRADECIMIENTOS

Esta Tesis, como tantas otras, se ha podido realizar gracias al apoyo profesional y personal de muchísimas personas y, por ello, quiero que quede constancia en este lugar de la Tesis. Sois muchos y sé que al final se me va a olvidar alguien, así que de antemano (pido perdón y) doy las gracias a todas las personas que me han ayudado de una u otra forma a hacer este trabajo y a todos aquellos que os habéis preocupado por mí y por el desarrollo de la Tesis en estos años. Gracias.

En primer lugar, quisiera agradecer a la Comunidad de Madrid, al Consejo Superior de Investigaciones Científicas y al Museo Nacional de Ciencias Naturales el haber proporcionado la infraestructura y el dinero necesarios para que esta Tesis se haya podido realizar.

De mis directoras de Tesis, a la Dra. A. I. Camacho le quisiera agradecer el haberme permitido estudiar el increíble mundo de los tardígrados y facilitarme gran parte de la infraestructura necesaria para ello. A Annie, mi otra directora de Tesis, le doy las gracias por haber hecho realidad esta Tesis y hacer que, finalmente, viera la luz. Ha sido un verdadero placer trabajar con ella; a su lado he aprendido muchas cosas, profesional y personalmente. Me ha enseñado que la curiosidad y las ganas de aprender no tienen por qué tener límites y que ser una profesional establecida con una línea de investigación sólida, no significa tener que cerrar los ojos al resto de las maravillas y enigmas que la naturaleza nos ofrece. Me ha enseñado que, a pesar de la sociedad y de sistema de investigación (competitivo y egoísta) que nos ha tocado vivir, somos cada uno de nosotros (y no ningún sistema) los que decidimos cómo actuar con los demás; y no sólo eso, sino que con su manera de actuar, su ayuda y apoyo (y no sólo para conmigo), demuestran, al menos para mí, que otro mundo es, realmente, posible. Gracias por su "acogida", gracias por enseñarme lo que es paciencia y tesón, gracias por corregirme, por debatir conmigo sobre la Tesis y por enseñarme sobre sistemática (he aprendido mucho y, además, he disfrutado), gracias por darme ánimos y apoyarme hasta el final. Gracias.

También quiero dar las gracias al Dr. Alfonso Navas por el apoyo que ha dado a esta Tesis como investigador y como director del Museo. Al Dr. Luis M. Carrascal que desinteresadamente discutió conmigo el diseño de muestreo de la Tesis y cuya aportación, me aventuraría a decir, que ha sido vital. También quisiera agradecer a las Dras. E. Fuertes Lasala y A. R. Burgoz Moreno (del Departamento de Biología Vegetal de la Universidad Complutense de Madrid), su ayuda desinteresada (han sido tantos musgos y

líquenes identificados....), sin la cual una parte de la Tesis no se podría haber realizado. A la Dra. Monserrat Gomendio y al Dr. Eduardo Roldán (del Departamento de Ecología del Museo) gracias por dejarme utilizar el microscopio con cámara digital, con la que se han realizado prácticamente todas las fotos de tardígrados de la Tesis. A Carolina Noreña y María Valladolid que me han ayudado con el (maravilloso) microscopio del Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva, y al Dr. García Valdecasas por contestar a todas mis preguntas y por sus sugerencias, siempre tan enriquecedoras. A Carmen (de centralita del Museo) y a mi primo, Francisco Guil Grund, les agradezco que me regalaran los magníficos dibujos de tardígrados que acompañan al lector a lo largo de la Tesis.

Un agradecimiento muy especial a todo el equipo de la Universidad de Módena: Prof. Roberto Bertolani, Dra. Lorena Rebecchi, Dr. Roberto Guidetti y Dra. Tiziana Altiero, y al Departamento de Biología Animal de la *Università degli studi di Modena e Reggio Emilia*. Habéis hecho que mis dos meses en Italia fueran inolvidables. Allí, he aprendido muchísimo sobre tardígrados; y, no sólo eso, también hicieron que me sintiera como una más. A Tiziana y a Anna, gracias por tratarme desde el primer día como una amiga y por continuar siéndolo. A Roberto, mil millones de gracias, no sólo por enseñarme sobre tardígrados, por apoyar taxonómica y conceptualmente esta Tesis y por contestar todos mis correos con tanto entusiasmo, sino también por el apoyo personal y la amistad que me ha dado.

También quisiera agradecer la inestimable ayuda de muchos especialistas en tardígrados, que han contribuido de diversas maneras a mi formación en este grupo de animales: Prof. Nelson, Dra. De Zio Grimaldi, Dr. Dewel, Dra. Dewel, Dr. Kristensen, Dr. Marley, Dr. Pilato y Dr. Binda.

Ahora es el turno de los compañeros de penas y alegrías: Joaquín, Sara, Cayetana, Manolo, Pilar y Tere. Habéis vivido esta historia en primera persona, me habéis ayudado, me habéis consolado, me habéis apoyado y os habéis divertido y reído conmigo. No sólo me habéis enseñado muchísimo en las discusiones de "ciencia", sino que me habéis enseñado mucho de la vida, de las personas y de la amistad. Gracias. Joaquín, qué te voy a decir que no sepas ya, gracias por ayudarme (tú y Sara os merecéis una estatua por la maratón de la última semana), gracias por escucharme, darme ánimos y por sufrir conmigo. Sara, amiga de penas y alegrías, es un gusto sentirte comprendida sobre todo en ciertos momentos; lo hemos pasado mal, así que ya sólo nos puede tocar lo bueno, ¿no?. Manolo y Caye, sois los mejores. Cayetana gracias por hacerme sentir comprendida, por dar ese toque de realismo (surrealista) a todo, por darme ánimos y no dejar que me rinda (por

cierto, me debes tres litros de café). Manolo mil millones de gracias, por tener siempre tiempo para mí, por escucharme y por discutir conmigo la filogenia y lo que hiciera falta (y también, aunque menos, por "chincharme"). Gracias a los dos, Cayetana y Manolo, por arroparme tanto y hacerme sentir tan bien. Pilar gracias por contestar a todas mis preguntas (pacientemente) y ayudarme siempre que te lo he pedido y por apoyarme. Y Tere, es un gusto encontrarse con gente tan vivaz y positiva por la vida, que sepas que lo transmites. ¡Qué habría sido de mí estos dos últimos años sin vuestro apoyo!

Gracias también a las personas que se han preocupado por mí y con las que en unos u otros momentos he compartido parte de este tiempo de Tesis: Ana Correas (compañera de vicisitudes de la Facul), Paco, Ana del Hoyo, Sara González, Ana del Olmo (compi del "zulo"), Jorge, Juanjo, Rosa, Jesús, Belén, Laura, Luz, Jaime, Marisa, Bea, Lola, Eva, Jaime, Diego, Gustavo y un montón más de gente. Y gracias a los que me habéis acompañado en una u otra ocasión (o en muchas) a muestrear: Rut, Papá, Joaquín, Manolo, Cayetana, Cristina, Víctor, etc.

Quisiera dar las gracias a los de fuera que han sufrido esta Tesis a través de mí, que me ha apoyado y me ha dado ánimos en los momentos más difíciles: Elena, Laura, Sara, Fátima, Inés y María. Y también a los del *roll*, me habéis hecho desconectar, y "viajar" a través de tierras extrañas, aún cuando mi cabeza no quería; gracias: Fran (DJ), Marta (Caradsuri), Rut (Aralar), Sara (Celil) e Iñigo (Góndamon).

Un especial agradecimiento a Marcial, has conseguido enderezarme las dos hernias discales, me has quitado el ataque de ciática, y todo ello en mitad de la parte experimental de la Tesis, y, además, me has "salvado" de la operación y ahora hasta puedo montar en bici. Gracias.

Y al final, la familia. Soy como soy y he llegado hasta aquí gracias a vosotros. El camino ha sido duro, pero al final lo logramos. A Mamá y a Papá, gracias por inculcarme la curiosidad por las cosas, por meterme en el cuerpo el "gusanillo" de la ciencia y por enseñarme a no rendirme y luchar hasta el final. Rut, gracias por escucharme los rollos del Museo y la Tesis, por enseñarme sobre la vida, por darme tu apoyo y tu amistad. Sara gracias por estar ahí y decir la palabra justa en el momento justo, por darme ánimos, por escucharme, por ser mi amiga, por todo. Iñigo, siento que te hayas tragado tantas discusiones sobre ciencia, y te doy las gracias por ese punto de realidad y cordura que pones a toda esta locura, por el sentido común, por el apoyo y por la amistad. Ya sólo me queda dar gracias hasta al gato, pues eso, gracias a Ymir, porque me ha hecho muchísima compañía en las largas sesiones de análisis, escritura y maquetación frente al ordenador.

I. INTRODUCCIÓN GENERAL

I. INTRODUCCIÓN

El *phylum* Tardigrada integra alrededor de 1.030 especies marinas y limnoterrestres y se encuentra en innumerables hábitats, altitudes y latitudes, siempre y cuando los individuos puedan estar rodeados por una película de agua. Estas características hacen de los tardígrados unos buenos candidatos para estudios de sistemática, biogeografía y ecología. Además, al valor intrínseco que tiene el conocimiento de un grupo animal, hay que añadir el valor potencial, en el ámbito de la biomedicina y la biotecnología, que tiene su capacidad de entrar en criptobiosis ante circunstancias desfavorables, como veremos más adelante.

La mayoría de los estudios que han permitido describir estas u otras características particulares de los tardígrados (la criptobiosis, su diversidad, su distribución, su papel en los ecosistemas, etc.) es relativamente reciente. Su carácter microscópico y el bajo número de especies descubierto hasta ahora, comparado con otros grupos, han favorecido el escaso interés demostrado por los taxónomos en el escenario internacional, tendencia aún más acusada en la Península Ibérica. Un hecho puntual, pero significativo, es que hace más de medio siglo que se presentó la primera y única Tesis Doctoral que se ha consagrado al estudio de los tardígrados ibéricos (Rodríguez Roda, 1952). De hecho, una búsqueda de las publicaciones sobre el *phylum* en nuestro territorio, en bases bibliográficas como el *Zoological Record*, en el último cuarto de siglo, no obtendrá como resultado más de una veintena de registros.

Por tanto, esta memoria pretende, en una primera sección, recopilar lo que se conoce hasta hoy en día sobre los tardígrados, de forma que sirva de revisión, como lo ha sido el trabajo de J. Rodríguez Roda, y actualización del conocimiento para futuros trabajos sobre los tardígrados ibéricos. Esta misma sección, sirve además como consulta para entender la biología del grupo y la terminología que se utiliza en el presente estudio. El resto de la memoria lo constituye el análisis experimental desarrollado para este trabajo, que se centra en tres grandes temas: la taxonomía de las especies recolectadas en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama, el análisis filogenético y fenético en tres categorías taxonómicas (las familias del *phylum* Tardigrada, los géneros de la clase Eutardigrada y las especies ibéricas encontradas en la bibliografía y en este trabajo) y, finalmente, un estudio preliminar sobre los parámetros de la biodiversidad del grupo, a partir de datos bióticos y abióticos, que incide en algunos de los análisis ecológicos que se pueden realizar con los datos recopilados en un trabajo como el realizado para esta memoria.

II. INTRODUCCIÓN AL *PHYLUM* TARDIGRADA

II. PHYLUM TARDIGRADA

2.1.- MORFOLOGÍA EXTERNA

2.1.1.- Aspecto general

El cuerpo de los tardígrados es aproximadamente cilíndrico (Figura 2.1.1), aunque plano ventralmente y convexo dorsalmente. Se divide en cinco segmentos poco diferenciados (Nelson, 1982): un segmento cefálico, tres segmentos troncales, cada uno con un par de patas, y un segmento posterior, con el cuarto par de patas.

Los tres primeros pares de patas (denominadas PI, PII y PIII) están situados en posición ventral (Figura 2.1.1); su función es locomotora. El cuarto par de patas (denominado PIV) está dirigido hacia atrás (Figura 2.1.1); su función

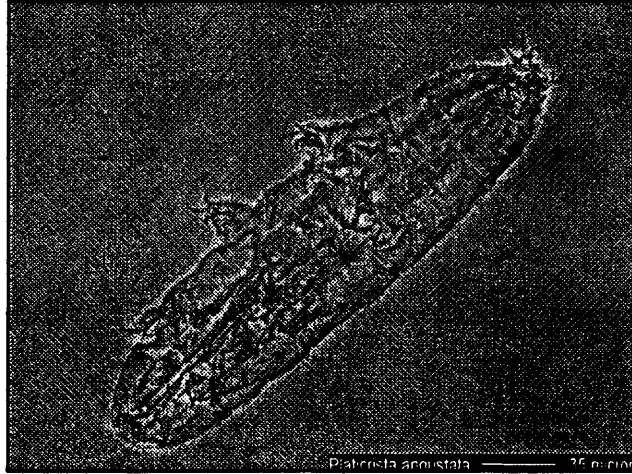


Figura 2.1.1: Imagen de un eutardigrado, *Platicrista angustata*, obtenida de un ejemplar de la colección del departamento de Biología Animal de la Università degli studi di Modena e Reggio Emilia. Barra = 35 μm .

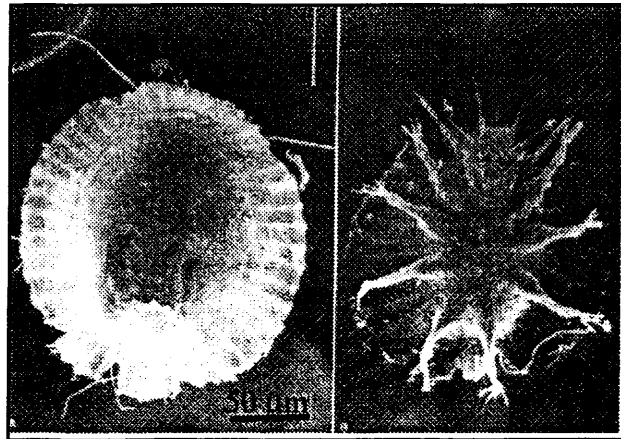


Figura 2.1.2: Imagen de un heterotardigrado marino, *Actinartus doryphorus*, obtenida de Gallo D'Addabbo *et al.* (1999). A la izquierda vista dorsal de una hembra y a la derecha vista ventral de un macho. Barra = 50 μm .

es, principalmente, de sujeción al sustrato, aunque a veces lo utilizan para moverse. Las patas son macizas y, a diferencia de algunos representantes marinos del orden Arthrotardigrada (clase Heterotardigrada), en los que las patas son telescópicas (Figura 2.1.2) (Dewel *et al.*, 1993), forman un continuo. Terminan en unas uñas que pueden insertarse directamente sobre la pata o sobre unos “dedos” o “dígitos” (expansiones de la pata) terminales (Figura 2.1.2).

Los tardígrados son normalmente blancos o, más o menos, transparentes, aunque algunas especies puedan presentar coloración variada (marrones, amarillos, naranjas, rosas, rojizos o verdosos; Nelson y Higgins, 1990). El origen de esta coloración es diverso: puede deberse al contenido estomacal (según el tipo de alimento ingerido), a células de la cavidad corporal, a gránulos suspendidos en el fluido de la cavidad corporal, que a veces pueden funcionar como cuerpos de almacenaje de materia grasa (Nelson, 1995), o a la pigmentación de la hipodermis o de la cutícula (Nelson y Higgins, 1990). También se han encontrado cuerpos de unión-membrana en la epidermis de *Milnesium tardigradum* que podrían ser los responsables del color rojo-anaranjado de la especie (Dewel *et al.*, 1993).

2.1.2.- Cutícula

Las especies del *phylum* Tardigrada tienen una cutícula quitinosa (Nielsen, 1995) que se extiende por toda la superficie del cuerpo, el intestino anterior (aparato bucofaringeo, faringe y esófago) y posterior (Nelson, 1982 y 1991a; Dewel *et al.*, 1993). Es permeable al agua y aunque no inhibe la pérdida de agua por evaporación, sí contribuye a que ésta sea más lenta, lo que proporciona más tiempo al tardígrado para prepararse para la anhidrobiosis (Greven y Greven, 1987). Esta cutícula está compuesta por tres capas (Guidetti *et al.*, 2000):

- Epicutícula (o exocutícula): está formada por una monocapa de células epidérmicas cuboidales, limitada por la membrana basal. Aunque se ha observado mitosis en esta capa (Bertolani, 1970), parece que su renovación se produce en las mudas (Dewel *et al.*, 1993).
- Intracutícula (o mesocutícula): no está presente en todas las especies (Greven y Greven, 1987). Varía mucho su composición según la especie en la que aparece (Dewel *et al.*, 1993).
- Procutícula (o endocutícula): contiene quitina, pero todavía se desconoce el tipo (Nielsen *et al.*, 1996). Tiene una estructura fibrosa que puede ser desde muy fina y uniforme hasta gruesa y heterogénea.

Esta estructuración en capas es variable. Para la mayoría de los heterotardígrados (tardígrados pertenecientes a la clase Heterotardigrada) se han descrito, bajo la epicutícula, una región estriada y una subcapa de lo que se denominan *pillars* ("pilares"). Dicha región presenta una gran variabilidad entre las especies marinas. Los pilares no se

encuentran en las regiones de la cutícula cercanas a las uñas, ni en los órganos sensoriales, ni en los paquetes musculares, aunque están hiperdesarrollados en las expansiones cuticulares de la especie marina *Actinactus doryphorus* (Figura 2.1.2) (Dewel *et al.*, 1993). También se han encontrado pilares en la cutícula de algunos eutardígrados (pertenecientes a la clase Eutardigrada) dulceacuícolas como *Dactylobiotus ambiguus* (Greven, 1982), *Dactylobiotus dispar* (Weglarska, 1989) y *Murrayon dianeae* (Kristensen, 1982a). En algunos representantes terrestres de Eutardigrada, como en algunas especies de los géneros *Macrobiotus*, *Richtersius* y *Xerobiotus*, han desaparecido completamente (Guidetti *et al.*, 2000).

El aspecto externo de la cutícula es variado y esta variabilidad tiene gran valor taxonómico. Ejemplos de esta variedad entre los eutardígrados son las cutículas lisas, granuladas, verrugosas (cada una de las “verrugas” recibe el nombre de *gibbosità*), con tubérculos, con pliegues cuticulares (que le dan al cuerpo aspecto de estar segmentado; Nelson y Schuster, 1981), con poros (denominados por Cuénot “perlas” por su aspecto; Cuénot, 1932), etc. Entre los heterotardígrados es común que la cutícula presente placas (Figura 2.1.3); por ejemplo, los representantes de la familia Echiniscidae presentan las siguientes placas: una placa cefálica, una placa escapular (I), la primera placa mediana o intersegmental (1), el primer par de placas (II), la segunda placa mediana (2), el segundo par de placas (III), la tercera placa mediana (3) y la placa terminal (IV). Algunas especies tienen una placa entre la tercera placa mediana (3) y la placa terminal (IV) denominada pseudosegmentada (Figura 2.1.3).

La cutícula se muda periódicamente. Antes del comienzo de la muda expulsan por la boca el revestimiento cuticular del intestino anterior y posterior, y pierden las uñas. A continuación, la apertura bucal se cierra dejando al individuo incapaz de alimentarse (Nelson, 1982). Este estado se conoce como estado *simplex* (*simplex stadium*; Marcus, 1929). Durante la formación de la nueva cutícula los músculos somáticos mantienen unida la vieja cutícula al cuerpo (Nelson, 1982). Las estructuras cuticulares del aparato bucal se sintetizan en las glándulas salivares, mientras que la nueva cutícula que cubre el cuerpo se sintetiza en las células de la epidermis y las uñas se sintetizan en las glándulas de las uñas que hay en el interior de cada pata (Walz, 1982). Normalmente, la longitud del cuerpo aumenta con cada muda hasta que alcanza un tamaño máximo, aunque bajo condiciones ambientales adversas, algunos individuos pueden ser más pequeños después de la muda. Este crecimiento es más rápido durante las primeras mudas.

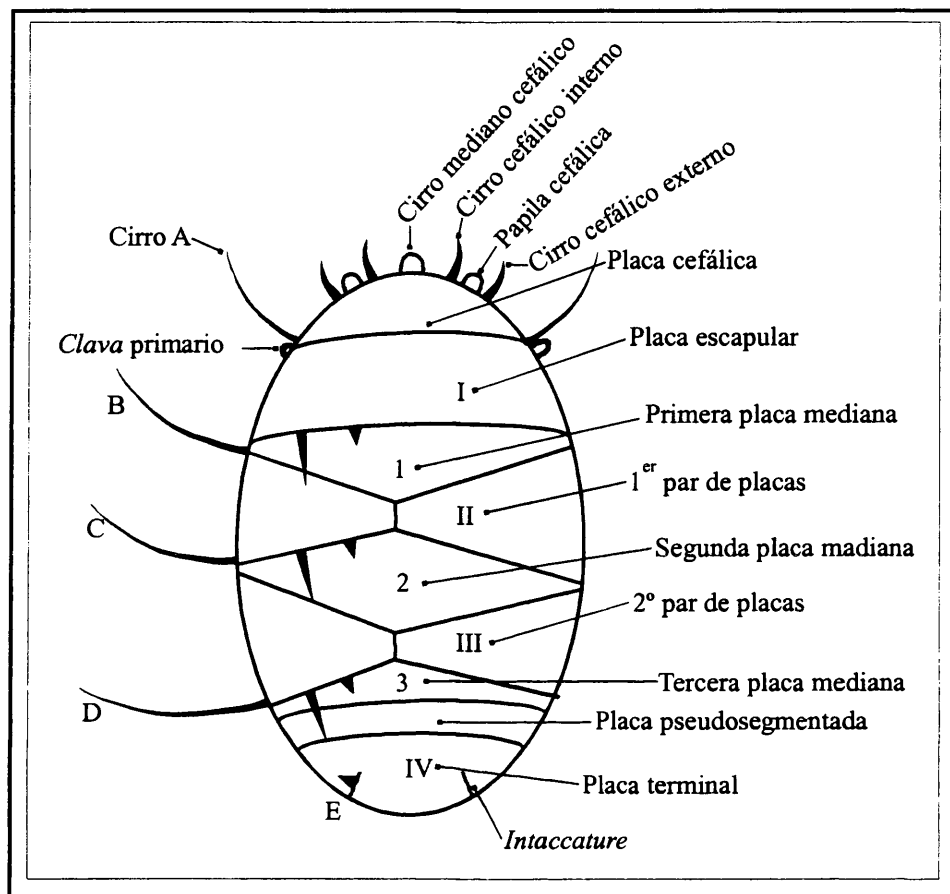


Figura 2.1.3: Apéndices y placas que pueden aparecer en los heterotardígrados.

La duración de este proceso depende de la especie y de las condiciones ambientales (Nelson, 1982). Marcus (1929) observó, en un cultivo artificial de *Macrobiotus hufelandi*, *Ramazzottius oberhaeuseri* y *Dactylobiotus dispar*, que éstas invertían entre 3 y 12 días en completar el proceso de la muda. En el ciclo vital completo de los tardígrados se han contabilizado 12 mudas en las siguientes especies (únicas de las que se han hecho estudios): *Ramazzottius oberhaeuseri* y *Dactylobiotus dispar* (Marcus, 1929), *Macrobiotus areolatus* (Ramazzotti, 1972), *Hypsibius convergens* (Baumann, 1961) y *Macrobiotus hufelandi* (Marcus, 1929; Franceschi-Cripa *et al.*, 1967, 1968 y 1969).

2.1.3.- Estructuras cuticulares

Existe una gran variedad de estructuras cuticulares con valor taxonómico (Nelson, 1991b): apéndices cefálicos sensoriales, cirros, *clavae*, papilas, espinas, etc. De hecho, sirven para diferenciar dos de las clases del *phylum*: la clase Heterotardigrada, que se denomina “armada” por poseer placas, cirros y otras estructuras, y la clase Eutardigrada,

también denominada “no armada” o “desnuda”, que se caracteriza por la ausencia de cirros y placas (Nelson y Higgins, 1990).

En la placa escapular, en el primer y segundo par de placas y en la placa terminal de los heterotardígrados pueden aparecer unos apéndices cuya presencia, forma (filamentos, espinas o dientes) y posición (dorsal, dorsolateral y/o lateral) tienen valor taxonómico (Ramazzotti y Maucci, 1983). Para expresar su localización se ha desarrollado la siguiente nomenclatura (Figura 2.1.3):

<u>Placa</u>	<u>Posición</u>		
	<u>Dorsal</u>	<u>Dorsolateral</u>	<u>Lateral</u>
Escapular (I)	B ^d	B'	B
Primer par (II)	C ^d	C'	C
Segundo par (III)	D ^d	D'	D
Terminal (IV)	—	—	E

En la placa terminal, que tiene dos hendiduras simétricas denominadas *intaccature* (Figura 2.1.3), sólo hay apéndices en la posición lateral. En algunas especies hay una espina dorsal en la región central del cuerpo denominada espina medio-dorsal. Aparte de estos apéndices cuticulares, en algunos heterotardígrados marinos, como en los géneros *Florarctus* y *Actinarctus*, aparecen expansiones cuticulares (Figura 2.1.2) (Ramazzotti y Maucci, 1983).

En las patas de los heterotardígrados podemos encontrar dos tipos de apéndices cuticulares. Una papila en el primer par de patas y/o una espina sensorial en el cuarto par. Estos dos tipos de apéndices también pueden aparecer en el segundo y tercer par de patas (Ramazzotti y Maucci, 1983). En el cuarto par de patas hay una estructura cuticular, un collar dentado, característico de muchos géneros de la familia Echiniscidae (Ramazzotti y Maucci, 1983).

En la región cefálica de los heterotardígrados de la familia Echiniscidae pueden aparecer también estructuras pareadas (Figura 2.1.3): cirros cefálicos, externo e interno, y papilas cefálicas, también denominadas *clavae* secundarias, *clavae* anteriores o *clavae* bucales (Dewel *et al.*, 1993). Algunos representantes del orden Arthotardigrada (clase Heterotardigrada) tienen un cirro cefálico mediano (Figura 2.1.3). Los componentes de la familia Echiniscidae tienen, en la parte posterior de la región cefálica, unos *clava* pareados, también denominados *clava* primarios, *clava* laterales o *clava* posteriores, y un cirro lateral, que se conoce como cirro A (Figura 2.1.3). Todos los cirros encajan en una

cuenca cuticular y presentan un engrosamiento basal y un poro terminal (Kristensen y Higgins, 1984). En la región cefálica de los taxones del orden Apochela (Eutardigrada) hay seis papilas bucales y dos papilas cefálicas laterales (Dewel, Nelson y Dewel, 1993), que no son homólogas a las papilas cefálicas de la clase Heterotardigrada (Schuster *et al.*, 1980a). En otros eutardígrados estas papilas se han perdido o son difíciles de reconocer, aunque sí suelen ser identificables con el microscopio electrónico de barrido (Walz, 1978).

2.1.4.- Uñas

Las uñas que presentan los tardígrados al final de sus patas son de tamaño, número, forma y disposición variables y estas características tienen valor taxonómico (Nelson y Schuster, 1981), tanto a nivel genérico como específico (Nelson y Higgins, 1990).

Los heterotardígrados adultos de la familia Echiniscidae tienen 4 uñas separadas en cada pata (Nelson y Schuster, 1981) y los individuos juveniles tienen 2 uñas separadas (Figura 2.1.4.A) (Nelson, 1995). De las 4 uñas que presentan los adultos, las dos internas tienen un gancho en su base (Figura 2.1.4.A); las uñas externas son lisas o tie-

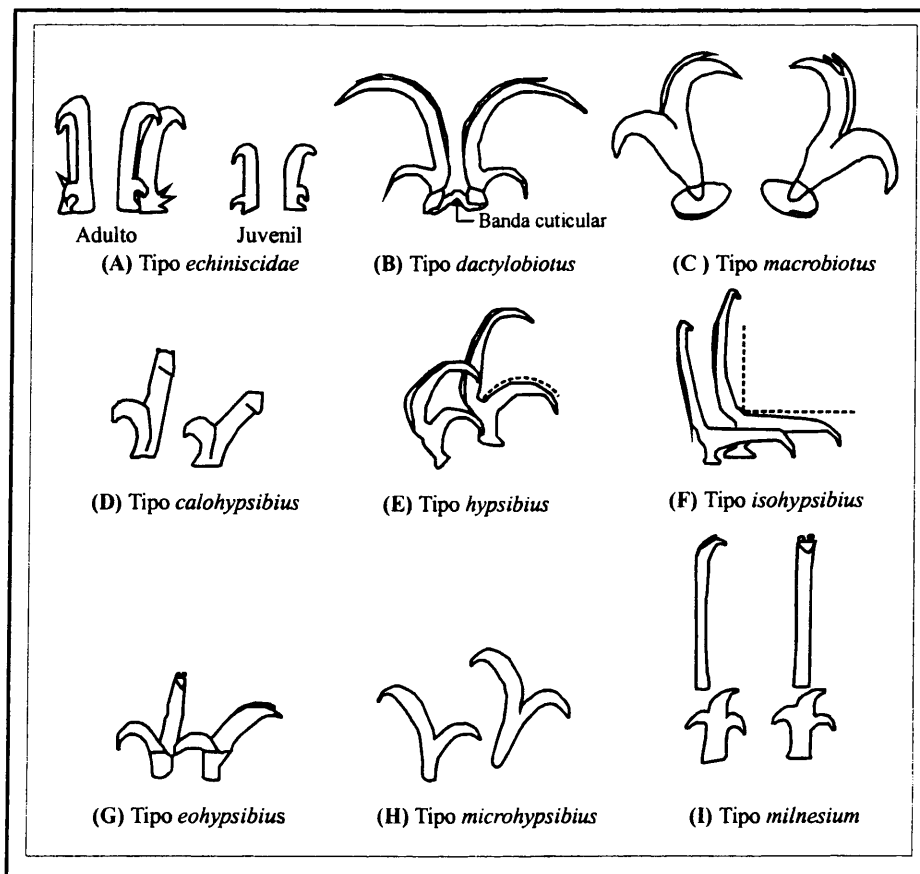


Figura 2.1.4: Tipos de uñas tradicionalmente descritas. Figuras B, C, D, E, F, G y H pertenecen a Guidetti (1999).

nen una, dos o más puntas en su base, según el par de patas, la especie e, incluso, el individuo de que se trate (Kristensen, 1987; Ramazzotti y Mauci, 1983). Sin embargo, las 2 uñas de los individuos en estado juvenil presentan siempre un gancho en su base y no puntas. Puede incluso darse una cierta variabilidad en cuanto al número de uñas por pata en algunos grupos (por ejemplo, en las especies del género *Carphania*; Binda y Kristensen, 1986).

Los eutardígrados suelen tener 2 uñas dobles, denominadas *diplouñas*, en cada pata, que se organizan como una *diplouña* externa y otra interna (Schuster *et al.*, 1980a; Bertolani, 1982a). Cada *diplouña* consta de una rama principal, con dos puntas accesorias y una rama secundaria sin puntas accesorias (Figura 2.1.5). La distancia desde el punto de inserción de la rama secundaria en la rama principal hasta la base de la *diplouña* se denomina tramo común; puede estar delimitado por un *septulum* transversal (Figura 2.1.5). A continuación de este tramo, a veces hay un estrechamiento que se llama pedúnculo. Finalmente, puede aparecer la lúnula, un ensanchamiento cuyos márgenes pueden ser lisos, irregulares o dentados.

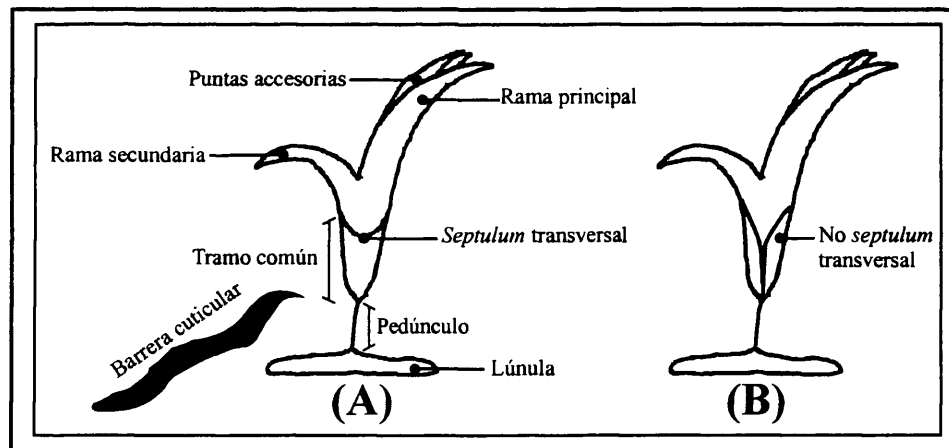


Figura 2.1.5: Partes de una *diplouña*. (A) con *septulum* y (B) sin *septulum*.

La simetría o asimetría de las ramas principal y secundaria de las *diplouñas* interna y externa respecto al plano medio de la pata, se indican mediante la denominada “secuencia”, que consta de cuatro números: los dos primeros representan la *diplouña* externa, con un “1” la rama principal y con un “2” la secundaria, el tercer y cuarto números se refieren a la *diplouña* interna, designándose, de nuevo con “1” y “2” la rama principal y la secundaria, respectivamente. Las secuencias simétrica y asimétrica quedarían representadas por:

	<u>Simétrica</u>		<u>Asimétrica</u>
	<div style="display: inline-block; border: 1px solid black; padding: 2px 5px;">2-1</div> <div style="display: inline-block; border: 1px solid black; padding: 2px 5px;">-1-2</div>		2-1-2-1
Diplouña:	Externa	Interna	

2.2.- MORFOLOGÍA INTERNA

Los tardígrados son muy homogéneos en cuanto a la estructura y organización de sus órganos internos se refiere, a pesar de la gran variedad de medios que han colonizado. Esto es cierto no sólo entre especies, sino también entre taxones superiores (Bertolani, 1987). Sólo el sistema digestivo y los órganos excretores presentan variabilidad. A continuación se van a describir las estructuras, partes y sistemas que presentan los tardígrados de forma general.

2.2.1.- Hemocele

La cavidad corporal de los tardígrados se denomina hemocele (Ruppert, 1991) ya que se forma a partir del blastocele en el desarrollo embrionario (Marcus, 1929). El volumen del hemocele es variable; de hecho, es menor en heterotardígrados que en eutardígrados, y menor también en individuos bien alimentados que en los mal alimentados (Dewel *et al.*, 1993).

El hemocele contiene linfa y células de la cavidad corporal o células de almacenaje (Weglarsca, 1975; Szymanska, 1994). La linfa no es homogénea; por microscopía electrónica de transmisión se observa que está compuesta por cúmulos de gotas lipídicas y material pigmentario (Dewel *et al.*, 1993). Las células de la cavidad corporal están flotando libres en el hemocele (Figura 2.2.1), aunque se adhieren temporalmente a la membrana basal de otros tejidos, como el de las gónadas (Dewel *et al.*, 1993). Estas células varían de tamaño y/o número en función del estado nutricional del animal (Dewel *et al.*, 1993). Por ejemplo, el animal que entra en criptobiosis disminuye el número de células de la cavidad corporal (Weglarsca, 1975). Por otra parte, son grandes en estado de vitelogenénesis de los oocitos de las hembras, y son más pequeñas después de la puesta de los huevos (Szymanska, 1994) y durante el enquistamiento (Weglarsca, 1975).

2.2.2- Sistema digestivo

El sistema digestivo de los representantes del *phylum* Tardigrada consta de un intestino anterior, un intestino medio y un intestino posterior. Como ya se ha comentado en el apartado Cutícula de "Morfología Externa", tanto el intestino anterior como el posterior están cubiertos de cutícula, la cual se desprende antes de la muda (Nelson, 1982).

El intestino anterior está formado por el aparato bucofaríngeo y el esófago.

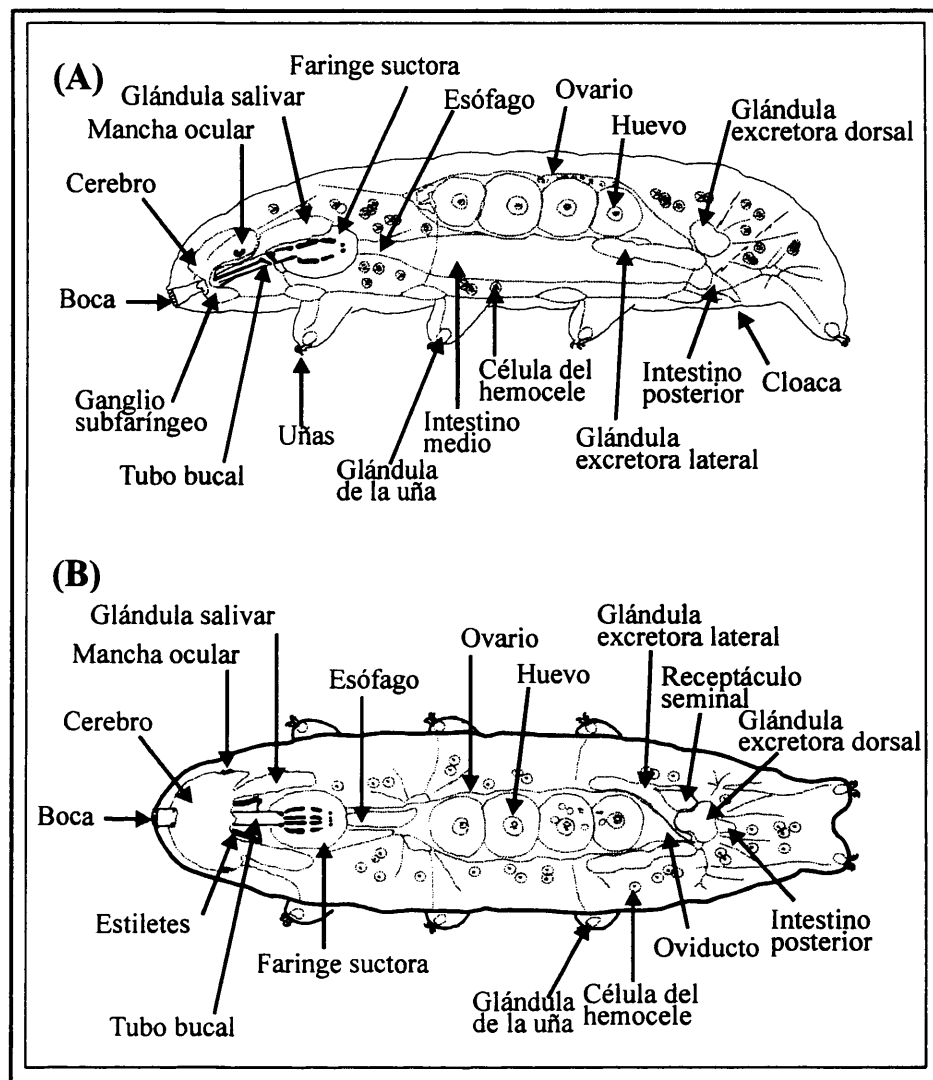


Figura 2.2.1: Morfología interna de un eutardigrado. (A) Vista lateral y (B) vista dorsal. Modificado de Nelson (1991a).

El aparato bucofaríngeo es una estructura compleja de gran valor taxonómico en los eutardigrados (Pilato, 1982; Schuster *et al.*, 1980a). En algunas especies se ha observado que su morfología depende del tipo de alimentación (Kristensen, 1987; Pilato, 1987). Consta fundamentalmente de (Figura 2.2.2): tubo bucal, un par de estiletes quitinosos y un bulbo faríngeo (o faringe muscular succionadora). El aparato bucofaríngeo que presenta la clase Heterotardigrada está compuesto por (Figura 2.2.3): un anillo bucal, un par de vainas de los estiletes, un par de estiletes largos y finos, que se unen directamente al bulbo faríngeo mediante una banda muscular, y el tubo bucal, que es rígido. El bulbo faríngeo no contiene placoides (estructuras cuticulares que hay en el interior del bulbo faríngeo de algunos tardigrados), pero tiene tres barras cuticulares continuas que se llaman barras bulbares (*sbarrette bulbari*; Ramazzotti y Maucci, 1983).

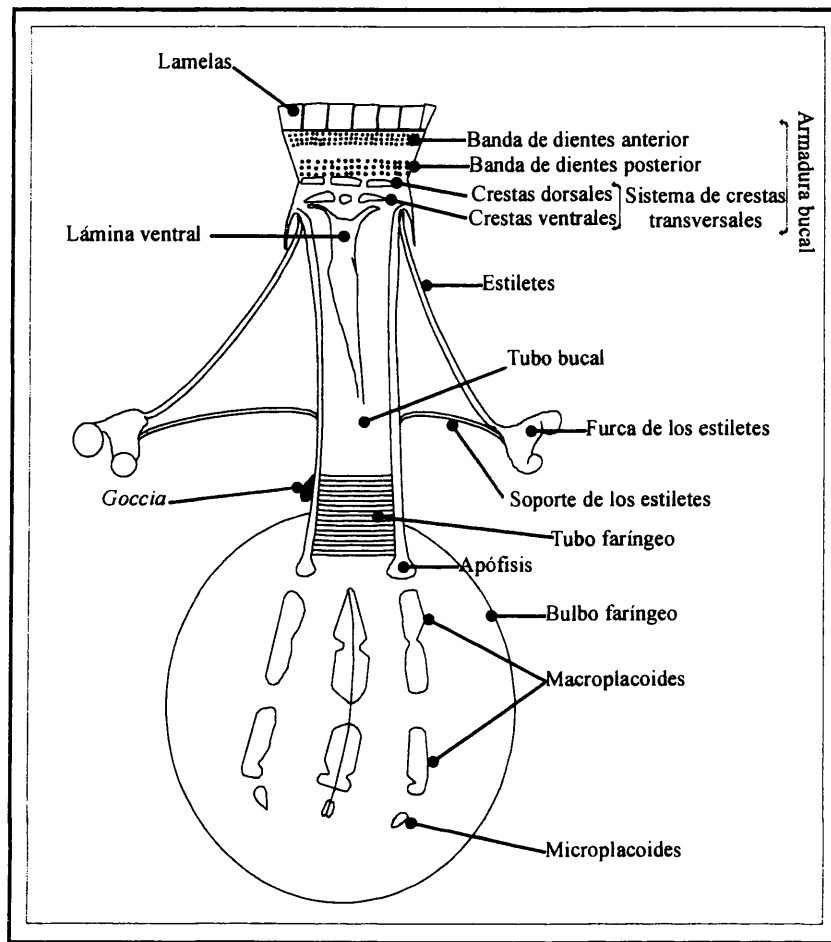


Figura 2.2.2: Morfología del aparato bucofaringeo.

La morfología del aparato bucofaringeo de eutardígrados consta de tres partes bien diferenciadas: tubo bucal, bulbo faríngeo y estiletes. El tubo bucal comienza en la boca, también denominada “apertura bucal” o anillo bucal, que es anterior o anteroventral (Nielsen, 1995). Alrededor de la boca puede haber una de las siguientes estructuras: lamelas, lóbulos o *papulae* (Figura 2.2.4). Su presencia y número tienen valor taxonómico a nivel de género. Por ejemplo, el género *Macrobiotus* tiene 10 lamelas, mientras que *Thulinia* tiene 12, *Amphilobus*, 14 y *Pseudobiotus*, 30 (Nelson, 1991a). En los géneros *Minibiotus* y *Haplomacrobiotus* hay 10 *papulae* alrededor de la boca, mientras que en

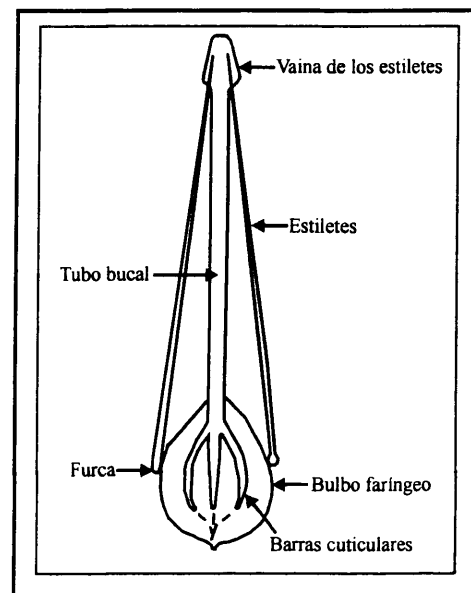


Figura 2.2.3: Aparato bucofaringeo típico de los heterotardígrados.

Calohypsibius hay 6 (Schuster *et al.*, 1980a). En algunas especies del género *Milnesium* la boca está rodeada de 6 lóbulos triangulares (Ramazzotti y Maucci, 1983). El interior de la cavidad bucal puede tener una armadura bucal, carácter que se emplea para diferenciar especies (Pilato, 1982; Schuster *et al.*, 1980a), con: una banda anterior de

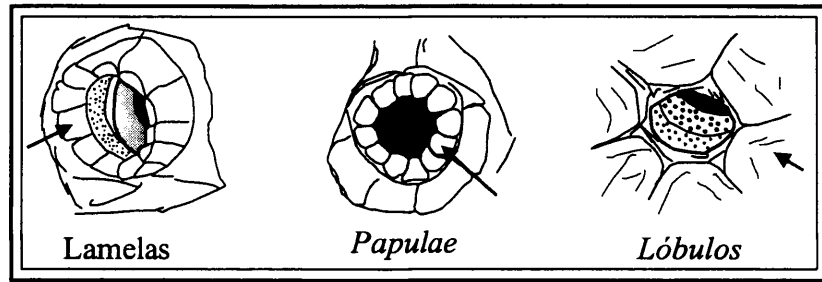


Figura 2.2.4: Estructuras que pueden aparecer alrededor de la boca de los eutardígrados. Figuras obtenidas en Guidetti, 1999.

varias filas de dientes triangulares y/o una posterior de una o varias filas de dientes y/o una cresta transversal (Figura 2.2.2). Por ejemplo, *Macrobiotus richtersi* tiene una armadura bucal compuesta por varias bandas anteriores de dientes, una banda posterior de dientes y la cresta transversal, mientras que *Macrobiotus terminalis* tiene varias bandas posteriores de dientes y la cresta transversal, pero no tiene la banda anterior de dientes.

El tubo bucal, propiamente dicho (Figura 2.2.2), es rígido en la mayoría de los eutardígrados. En algunos géneros (por ejemplo, *Diphascon*, *Pseudodiphascon*, *Itaquascon*, *Hebesuncus*, *Platicrista* o *Mesocrista*) se divide en una región anterior rígida (tubo bucal) y una región posterior flexible (tubo faríngeo), que presenta un aspecto en espiral (Nelson, 1991a) (Figura 2.2.2). A veces entre el tubo bucal y el tubo faríngeo aparece una estructura con forma de gota, denominada *goccia* (Figura 2.2.2), con valor taxonómico entre los subgéneros. En *Macrobiotus*, y en otros géneros, hay una lámina ventral, también denominada barra de refuerzo o soporte del tubo bucal (Figura 2.2.2), que se extiende desde la boca hasta la región media del tubo bucal (Bertolani y Rebecchi, 1993).

Los estiletes son cuticulares en todos los tardígrados, con sustancias calcificadas, lo que les permite perforar el alimento. Terminan en las glándulas salivares (Figura 2.2.1), que son dorsolaterales respecto al bulbo faríngeo. Tras la muda del tardígrado, el epitelio salivar secreta el nuevo tubo bucal, los estiletes y el soporte de los estiletes (Nelson, 1991a). Cuando los estiletes no se usan, están enfundados dentro de las llamadas vainas de los estiletes. Los estiletes se engrosan en sus extremos formando la furca (Figura 2.2.2), que es donde se sujetan los músculos protractores y retractores de los estiletes (Nelson, 1991a). La forma de la furca puede tener valor taxonómico. Los músculos protractores se extienden desde la furca hasta el tubo bucal, mientras que los múscu-

los retractores se insertan en el bulbo faríngeo desde la furca. Algunos géneros tienen, además, unas apófisis para la inserción de los músculos de los estiletes en el tubo bucal; su forma y disposición son de gran valor taxonómico (Figura 2.2.5) (Nelson, 1991a). El soporte de los estiletes es una extensión lateral flexible que conecta la furca de los estiletes con el tubo bucal (Figura 2.2.2). El nivel de inserción en el tubo bucal permite establecer diferencias entre algunas especies.

El bulbo faríngeo de los tardígrados funciona como un órgano succionador

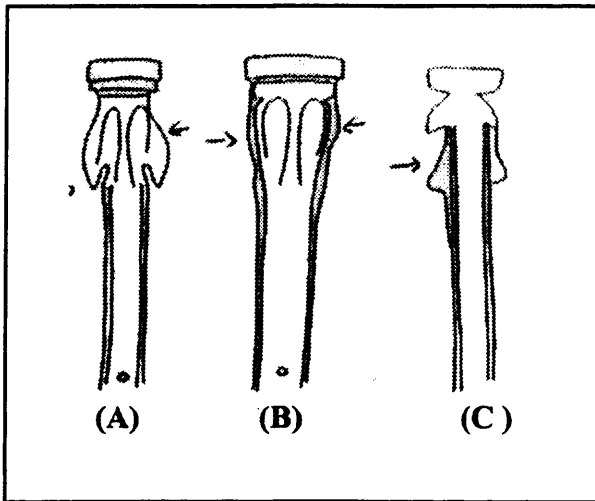


Figura 2.2.5: Apófisis de inserción de los músculos de los estiletes con forma de: (A) gancho, (B) cresta y (C) gancho atenuado asimétrico. Figuras obtenidas en Guidetti, 1999.

(Ramazzotti y Maucci, 1983). En una sección transversal se observa que está tripartido (Nelson, 1991a), con una pequeña cavidad en el centro en la que desemboca el tubo bucal (Ramazzotti y Maucci, 1983). Muchos de los taxones de la clase Eutardigrada contienen en el bulbo faríngeo unos engrosamientos cuticulares denominados placoides. Su presencia, forma, número y disposición son de gran valor a varios niveles taxonómicos. Los placoides anteriores, más largos, se denominan macroplacoides, y los posteriores, más

pequeños, microplacoides (Figuras 2.2.2). Los primeros pueden estar presentes hasta en tres filas transversales, mientras que los segundos, cuando aparecen, están en una sola fila (Figura 2.2.2) (Nelson, 1991a). Los placoides alternan en su posición con unas apófisis cuticulares (Figura 2.2.2) de igual tamaño entre sí, que están en la región anterior del bulbo faríngeo, al final del tubo bucal. En algunas especies (del género *Diphascon*, por ejemplo) hay un *septulum*, que está en la región posterior del bulbo y que alterna su posición con los placoides. Hay grupos (por ejemplo, los géneros *Itaquascon* y *Astatumen*) en los que los placoides son sustituidos por barras cuticulares continuas denominadas *listerelle*; y en otros grupos (como los géneros *Milnesium* y *Limmenius*) no hay ni placoides, ni *listerelle*.

Hay cinco tipos de aparatos bucofaríngeos en la clase Eutardigrada (Pilato, 1982; Nelson, 1991a; Nelson y Marley, 2000) (Figura 2.2.6):

- 1.- Tipo *Macrobiotus* (Figura 2.2.6.A): tiene aparato bucofaríngeo rígido y lámina ventral.
- 2.- Tipo *Hypsibius* (Figura 2.2.6.B): tiene aparato bucofaríngeo rígido, pero no lámina ventral. Este tipo de aparato bucofaríngeo se puede subdividir en dos, según la forma de las apófisis para la inserción de los músculos de los estiletes:
 - 2.1.- Tipo *Hypsibius* propiamente dicho: con forma de gancho.
 - 2.2.- Tipo *Isohypsibius*: con forma de anillo.
- 3.- Tipo *Diphascon* (Figura 2.2.6.C): tiene una región anterior del tubo bucal rígida (tubo bucal) y una región posterior flexible (tubo faríngeo). No tiene lámina ventral.
- 4.- Tipo *Pseudodiphascon* (Figura 2.2.6.D): tiene el tubo bucal igual que el del tipo *Diphascon*, pero con lámina ventral.
- 5.- Tipo *Milnesium* (Figura 2.2.6.E): tiene el tubo bucal corto y ancho. No tiene lámina ventral ni placoides. Tiene 6 papilas bucales y 6 lóbulos bucales triangulares.

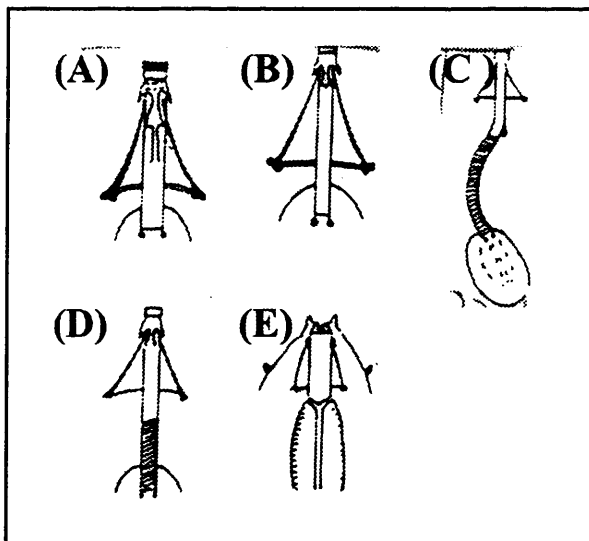


Figura 2.2.6: Tipos de aparatos bucofaríngeos. (A) Tipo *Macrobiotus*; (B) tipo *Hypsibius*; (C) tipo *Diphascon*; (D) tipo *Pseudodiphascon* y (E) tipo *Milnesium*. Figuras obtenidas en Nelson, 1991a.

El aparato bucofaríngeo se continúa con el esófago (Figura 2.2.1), cuyas células producen una sustancia de función desconocida (Nelson, 1991a). A continuación está el intestino medio (Figura 2.2.1) que se origina en el endodermo y, por lo tanto, no está revestido de cutícula (Nelson, 1991a). En los eutardígrados, el intestino medio es recto y tiene tres o cuatro glándulas excretoras, que vierten en el punto de conexión entre el intestino medio y el posterior (Nelson, 1991a).

En los heterotardígrados, no hay glándulas excretoras. La comida se digiere en el intestino medio por la acción de una monocapa de células epiteliales complejas (Nelson,

1991a).

El intestino posterior está revestido de cutícula (Ramazzotti y Maucci, 1983) y especializado en la osmorregulación (Nelson, 1991a). En los eutardígrados es una verdadera cloaca que recibe el contenido del intestino medio, los túbulos de Malpighio y los conductos genitales (Nelson, 1982). La cloaca se abre al exterior ventralmente, antes del cuarto par de patas, mediante una abertura transversal (Figura 2.2.1) (Nelson, 1982). En los heterotardígrados, los sistemas digestivo y reproductor están separados (Nelson, 1991 a), a diferencia de lo que ocurre en eutardígrados. El oviducto finaliza en un gonoporo preanal ventral, con forma de roseta (Figura 2.2.1.B), mientras que el ano es una pequeña abertura longitudinal, también ventral, entre el cuarto par de patas (Nelson, 1982).

Se han realizado pocos estudios acerca del funcionamiento del aparato digestivo. Davolio, Manicardi y Volpi (1987) estudiaron el metabolismo de los tardígrados, en concreto la producción de ATP, en dos especies del *phylum*: *Macrobiotus richtersi* y *Pseudobiotus megalonyx*. En ambos casos, la producción de ATP era baja, lo que podría estar relacionado con los bajos procesos metabólicos (incluidos la síntesis de ATP y la actividad ATPasa) de estos animales. Además, observaron que el contenido de ATP en *M. richtersi* variaba con la temperatura.

2.2.3.- Sistemas de excreción y osmorregulación

En el *phylum* Tardigrada se han encontrado cuatro tipos de sistemas de excreción (Ramazzotti, 1972) que, por su morfología, funcionan no sólo como estructuras excretoras, sino también como osmorreguladoras (Dewel *et al.*, 1993). Parece que los sistemas encontrados en eutardígrados y heterotardígrados no son homólogos (Rebecchi *et al.*, 2000a). Estos cuatro sistemas son:

- A través de las glándulas salivares durante el proceso de muda.
- En la muda, al eliminar la cutícula vieja que contiene gránulos excretores acumulados a lo largo del tiempo.
- A través de la pared del intestino medio hacia el fluido corporal.
- Mediante glándulas excretoras que hay alrededor del punto de conexión entre el intestino medio y posterior en los eutardígrados y en los mesotardígrados y que no se han encontrado en los heterotardígrados.

Hubo un tiempo en que se creyó que las glándulas excretoras eran nefrostomas, un sistema parecido al sistema en "H" de nematodos (Weglarska, 1987), aunque autores

más recientes (Møbjerg y Dahl, 1996) creen que se trata de túbulos de Malpighio. Los túbulos de Malpighio están en el hemocelo, suspendidos mediante músculos y ligamentos que los unen al intestino medio, al intestino posterior y a la pared de la cavidad corporal (Figura 2.2.1) (Møbjerg y Dahl, 1996). Cada túbulo de Malpighio está rodeado de una lámina basal y consta de tres segmentos (Figura 2.2.7):

- Segmento inicial. Compuesto por tres células grandes; cada una contiene núcleos gigantes con nucleolos (Møbjerg y Dahl, 1996). Este segmento se caracteriza por la presencia de una membrana plasmática muy plegada, a modo de laberinto, denominada por Weglarska (1980) *laberinto basal*.
- Parte proximal. Formada por una pequeña sección de núcleos libres. Soporta el segmento inicial (Dewel *et al.*, 1993).
- Segmento distal. Contiene de 9 a 12 núcleos (Nelson, 2001). Se distingue por tener espacios cavernosos envueltos en una única membrana de glicoproteínas (Weglarska, 1987b).

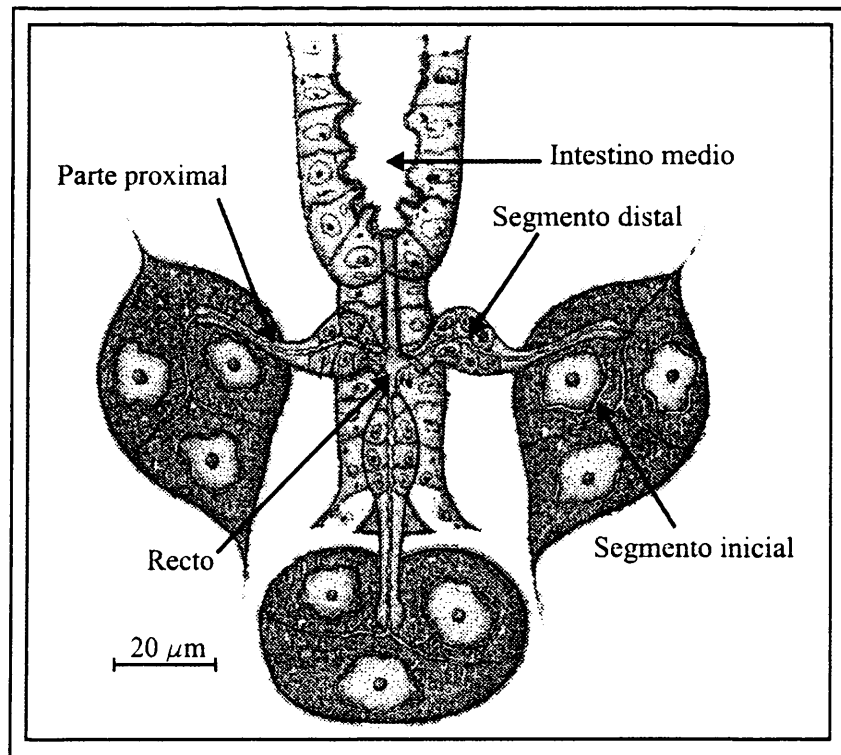


Figura 2.2.7: Diagrama de los túbulos de Malpighio. Obtenido en Møbjerg y Dahl, 1996.

Estudios morfológicos y estructurales recientes sobre los túbulos de Malpighio en tardígrados revelan la existencia de tres categorías (Møbjerg y Dahl, 1996):

- Túbulos largos monomorfos. Se encuentran en las especies xerófilas (Marcus, 1929).
- Túbulos cortos monomorfos. Se encuentran en especies hidrófilas dulcea-cuícolas y terrestres, como por ejemplo, *Isohypsibius granulifer*, *Dactylobiotus dispar* o *Macrobotus richtersi*.
- Túbulos dimórficos. Se encuentran en *Halobiotus*, género que está adaptado, de forma secundaria, al medio marino (Crip y Kristensen, 1983), y en *Pseudobiotus megalonyx*.

Los túbulos de Malpighio constan, normalmente, de tres túbulos: dos laterales y uno pequeño dorsal (Figura 2.2.7), aunque existen excepciones, como en *Isohypsibius granulifer* y *Dactylobiotus dispar*, que tienen cuatro túbulos: dos laterales, uno dorsal y otro ventral (Møbjerg y Dahl, 1996).

Hay muy pocos estudios sobre la función de los túbulos de Malpighio, pero, a partir de los datos ultraestructurales se puede inferir cierta información fisiológica (Møbjerg y Dahl, 1996). La producción de la orina primaria se realiza en el segmento distal, mediante transporte activo desde el segmento inicial (Dewel *et al.*, 1993; Møbjerg y Dahl, 1996). Otra modificación de la orina se puede producir en la región de transición entre el segmento distal y el intestino medio (Møbjerg y Dahl, 1996). Esto no impide que pueda haber modificaciones posteriores de la orina en el intestino posterior, donde los eutardígrados eliminan el exceso de agua y/o reabsorben iones críticos (Dewel *et al.*, 1993). En el segmento inicial de *Halobiotus crispae*, *Dactylobiotus dispar* y *Pseudobiotus megalonyx* hay gotas lipídicas que podrían indicar la existencia de almacenamiento de alimento (Greven, 1979; Møbjerg y Dahl, 1996).

A diferencia de lo que se acaba de describir, los heterotardígrados no poseen ninguna estructura excretora especializada, ni estructura de osmorregulación, ni intestino posterior adaptado a la reabsorción de sales y a la eliminación del exceso de agua (Dewel *et al.*, 1992). Hay una excepción, *Echiniscus viridissimus*, un heterotardígrado terrestre (Dewel *et al.*, 1992), que posee dos órganos en la región medioventral del cuerpo, entre el segundo y tercer par de patas, que podrían asumir estas funciones. Cada órgano está compuesto por dos células laterales, una célula medial y un par de conductos. Cada célula lateral produce y vierte grandes cantidades de una sustancia desconocida a la cavidad corporal. A través de la célula medial la sustancia pasa a la endocutícula. Este transporte de sustancias se ha interpretado como regulación osmótica o iónica (Dewel *et al.*, 1992). Quizá este órgano sea la clave que permita interpretar evolutivamente la colonización de los microhábitats terrestres por los tardígrados (Dewel *et al.*, 1992).

2.2.4.- Sistema muscular

El sistema muscular de los tardígrados se encuentra localizado en cinco estructuras o partes. Los músculos somáticos son los que se insertan en la pared del cuerpo y están compuestos por células musculares aisladas y alargadas (Nelson, 2001). Son los que controlan el movimiento del cuerpo. Otros músculos son los que están asociados a la faringe, formados por un mioepitelio de origen ectodérmico (Eibye-Jacobsen, 1996), salvo en los músculos radiales del bulbo faríngeo cuyo mioepitelio es de origen mesodérmico (Nielsen *et al.*, 1996). En los estiletes hay músculos estriados (Dewel *et al.*, 1993). Por último, hay una serie de paquetes musculares tapizando el intestino medio y el intestino posterior (Dewel *et al.*, 1993), y unos músculos viscerales, asociados al tracto digestivo, que están compuestos por pequeñas células musculares (Ramazzotti y Maucci, 1983).

2.2.5.- Sistema nervioso

El sistema nervioso de los tardígrados se parece en su estructura al de otros protostomados, con una organización en escalera (Ramazzotti y Maucci, 1983). Consiste en una cadena segmentada de ganglios ventrales, conectados a una línea de ganglios dorsales (Nielsen *et al.*, 1996). Tiene un ganglio supraesofágico dorsal conectado por un anillo circunesofágico a un ganglio subesofágico ventral (Figura 2.2.8). También posee una cadena de cuatro ganglios troncales pareados, que inervan cada uno de los pares de patas (Figura 2.2.8) (Dewel y Dewel, 1996).

El cerebro de los tardígrados, como en otros invertebrados (anélidos, moluscos y artrópodos), se origina por la fusión de varios ganglios de los segmentos anteriores (Bullock y Horridge, 1965; Leise, 1990), lo que da al cerebro un aspecto lobulado (Dewel *et al.*, 1993). El ganglio subesofágico y el anillo circunesofágico forman parte de ese cerebro en tardígrados y contribuyen a la inervación del cono bucal y del segmento cefálico (Dewel *et al.*, 1993). Este cerebro controla los sentidos no viscerales y los componentes motores de la cabeza. En él se origina el sistema estomatogástrico (Dewel *et al.*, 1993). El cerebro de los tardígrados podría dividirse en tres regiones (Nielsen, 1995) que se corresponden, aproximadamente, con el protocerebro de artrópodos (Dewel y Dewel, 1996):

- Un gran protocerebro anterodorsal, que tiene un par de extensiones latero-posteriores, cada una con un conjunto de manchas oculares. Un par de nervios conectan la zona posterior de estas dos expansiones con el ganglio troncal ventral del primer par de patas (Figura 2.2.8).
- Un deutocerebro, que es ventral.
- Un tritocerebro, que es circunesofaríngeo e inerva los músculos de los estiletes.

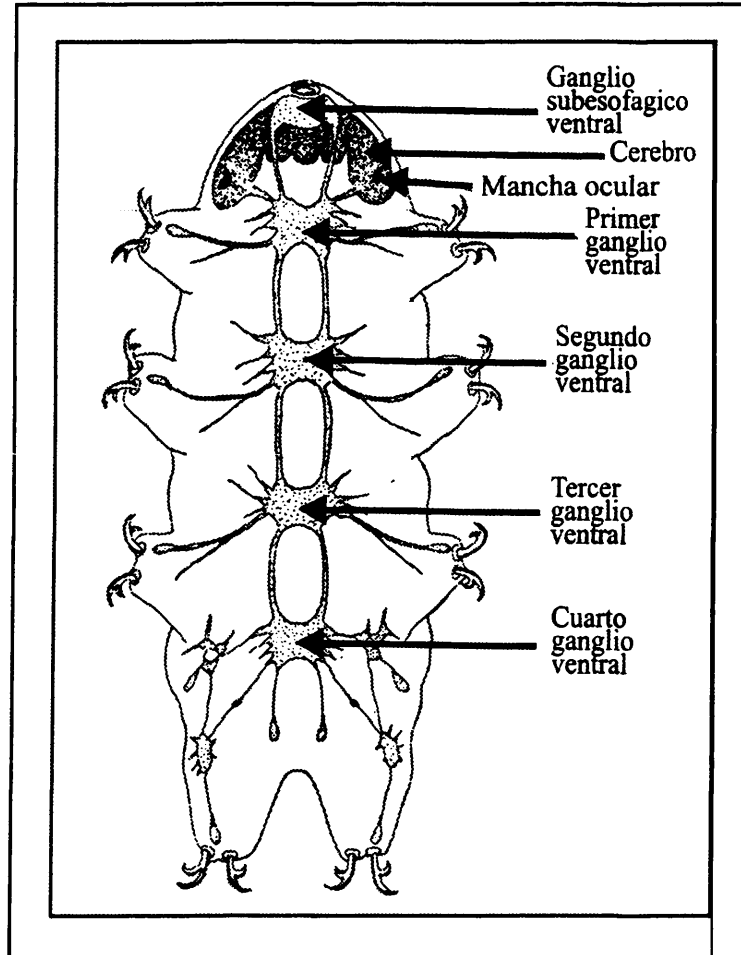


Figura 2.2.8: Esquema del sistema nervioso en tardígrados. Obtenido en Ramazzotti y Maucci, 1983.

El origen de la conexión entre los lóbulos dorsolaterales del cerebro con el primer ganglio troncal está sujeto a controversia (Dewel y Dewel, 1996). La existencia de esta conexión sugiere que los lóbulos dorsolaterales no se han formado a partir de los segmentos anteriores, sino que derivan, al menos en parte, de segmentos posteriores. Esto explicaría la unión con el primer ganglio troncal.

2.2.6.- Órganos sensoriales

Walz (1978) describió (para los eutardígrados del género *Macrobiotus*) cuatro áreas sensoriales en la región anterior de la cabeza, que funcionaban como quimiorreceptores o mecanorreceptores: el campo sensorial antero-lateral, el campo sensorial circunoral, la región sensorial suboral y el órgano faríngeo. Sin embargo, actualmente se acepta que hay cuatro zonas con receptores sensoriales (Dewel *et al.*, 1993) en cada clase del *phylum* Tardigrada:

- bajo la cutícula circunoral,
- bajo el anillo de la boca,
- en las bolsas ventral y dorsal de las vainas de los estiletes,
- en los órganos elípticos, en la región anterior de la cabeza, en el caso de los eutardígrados, y en los *clava* posteriores y en las papilas o *clava* anteriores, en el caso de los heterotardígrados.

Los apéndices cefálicos de los heterotardígrados, es decir, los *clavae* y las papilas, funcionan como órganos de los sentidos. El lóbulo más externo del cerebro inerva el cirro A y los *clavae* (Dewel y Dewel, 1996). Estos apéndices cefálicos presentan tres tipos de células sensoriales (Dewel *et al.*, 1993):

- Tipo 1. La rama horizontal del segmento anterior dendrítico está dentro de la endocutícula.
- Tipo 2. El segmento exterior dendrítico tiene forma de "T", con dos ramas divergentes que se extienden horizontalmente bajo la cutícula.
- Tipo 3. Las dendritas están envueltas en una vaina de células.

Además de lo anterior, muchos eutardígrados y heterotardígrados tienen dos manchas oculares a ambos lados de la región cefálica (Figura 2.2.1). Son estructuras con forma de copa y con gránulos pigmentarios en los lóbulos laterales del cerebro (Nelson, 1982; Dewel *et al.*, 1993). Cada mancha ocular comprende una célula pigmentaria, una o dos células con un cilio y una célula *microvillar* (Kristensen, 1982b). Precisamente, la monofilia del *phylum* Tardigrada queda determinada por la estructura de las manchas oculares y por el nervio del lóbulo lateral que va desde el protocerebro al primer ganglio troncal ventral (Nielsen, 1995).

2.2.7.- Células neuroendocrinas

La presencia de células neuroendocrinas en los tardígrados está muy poco documentada (Raineri, 1987). Hay células neurosecretoras en el cerebro de los tardígrados cuya función podría ser el desarrollo y la maduración de las gónadas (Raineri, 1987). De hecho, parece ser que una elevada actividad de las células neuroendocrinas en las áreas media y lateral del cerebro, podría estar relacionada con la oogénesis y la espermiogénesis (Raineri, 1987).

2.2.8.- Sistemas respiratorio y circulatorio

Los tardígrados, quizá debido a su miniaturización (Nelson, 2001), carecen de sistemas respiratorio y circulatorio especializados. La respiración se produce a través de la cutícula (Nelson, 1991a y 2001) y la circulación se lleva a cabo mediante el movimiento del fluido y de las células de la cavidad corporal cuando el animal se mueve (Nelson, 1982, 1991a y 2001).

2.3.- REPRODUCCIÓN Y CICLO VITAL

A pesar de la uniformidad morfológica en el sistema reproductor de los tardígrados, existe gran variedad en sus modos de reproducción. Éstos, probablemente, han permitido a los integrantes del grupo la colonización y expansión geográfica. En este apartado se van a describir la morfología del sistema reproductor en los tardígrados, los distintos modos de reproducción que han desarrollado, así como las distintas fases que completan su ciclo vital.

2.3.1.- Aparato reproductor

La forma general de las gónadas es bastante uniforme en el *phylum* Tardigrada (Bertolani, 1987), aunque existen diferencias entre eutardígrados y heterotardígrados, por ejemplo, en la estructura de la pared (Kristensen, 1979). Machos, hembras e individuos hermafroditas poseen una única gónada dorsal respecto al intestino que se sujeta a la pared del cuerpo (Nelson, 1982; Dewel *et al.*, 1993) (Figura 2.2.1). Esta gónada se origina a partir del quinto par de bolsas celómicas que se fusionan dorsalmente durante el desarrollo embrionario (Marcus, 1929).

El contenido de la gónada varía mucho entre células germinales de machos y hembras (Bertolani, 1987). Ambos tipos de células se encuentran simultáneamente en las gónadas de los hermafroditas (Bertolani y Manicardi, 1986). En los siguientes apartados se detallarán las características morfológicas del aparato reproductor y el proceso de maduración de las células germinales en machos, hembras y hermafroditas.

2.3.1.1.- Aparato reproductor masculino

Consta de un único testículo dorsal y de dos conductos espermáticos (vasos deferentes) que rodean lateralmente el intestino. En los heterotardígrados se fusionan en un conducto común que se abre en un gonoporo ventral (Dewel *et al.*, 1993), mientras que en los eutardígrados se abre en una verdadera cloaca (Rebecchi, Guidi y Bertolani, 2000b). Cada conducto espermático tiene una porción un poco engrosada, que actúa como vesícula seminal conteniendo los espermatozoides maduros (Nelson, 1982). En los heterotardígrados marinos, la gónada tiene forma triangular, mientras que en general en los eutardígrados tiene forma de saco (Rebecchi *et al.*, 2000b).

El tardígrado en estado juvenil no tiene diferenciado el testículo. La maduración de las células germinales no comienza hasta después de la primera o segunda muda (Grimaldi de Zio y D'Addabbo Gallo, 1975). Dentro de la gónada coexisten gametos en distintos estados de maduración (Dewel *et al.*, 1993); esto está relacionado tanto con el hábitat como con la capacidad de entrar en criptobiosis (Rebecchi y Bertolani, 1994).

En los machos de los eutardígrados se han descrito tres patrones de maduración (Rebecchi y Bertolani, 1994):

- El primer patrón de espermiogénesis se ha observado en *Macrobiotus richtersi* y *Xerobiotus pseudohufelandi*. Los machos adultos de estas especies tienen espermatozoides maduros, que se ubican en la periferia de la gónada debajo de la pared celular, y células en estadios tempranos de la espermiogénesis, que ocupan la zona central de la gónada. El contenido y el volumen de la gónada no varían, incluso en el estado "simplex" durante la muda.
- El segundo patrón de espermiogénesis se ha encontrado en *Pseudobiotus megalonyx*. Las gónadas de los machos presentan cuatro fases reproductivas. En la primera fase, la gónada de los machos sólo contiene células indiferenciadas; el primer par de patas tiene diploúñas similares a las de los otros pares de patas. En la segunda fase, las gónadas contienen espermátocitos, espermátidas

y unos escasos espermatozoides; las uñas son como las de la fase anterior. En la tercera fase, los espermatoцитos se localizan en la región ventral de la gónada, mientras que los espermatozoides están en la región dorsal. En esta fase la zona basal de las dos diplouñas internas del primer par de patas presenta un gancho robusto. En la cuarta fase, el testículo sólo contiene espermatozoides y las diplouñas del primer par de patas están modificadas.

- El tercer patrón de espermiogénesis se ha observado en *Amphilobus volubilis*. Todas las células germinales dentro del testículo están en el mismo estado de maduración, es decir, sólo hay un único tipo de célula: espermatogonias, espermatoцитos, espermátidas o espermatozoides.

En general, una vez que los machos eyaculan, los espermatozoides no se modifican. Sólo en dos especies, *Xerobiotus pseudohufelandi* (un eutardígrado) y *Wingstrandarctus corallinus* (un heterotardígrado marino), se han observado modificaciones de los espermatozoides después de la eyaculación (Kristensen, 1984; Rebecchi, 1997).

El espermatozoide maduro, tanto de la clase Eutardigrada como de la clase Heterotardigrada, presenta en su morfología un acrosoma con doble capa, un núcleo alargado, varias mitocondrias dispersas y un axonema compuesto por microtúbulos con un

diseño 9+2 (Nelson, 1982). Es, precisamente, la presencia de un doble axonema rodeado por un material denso, que forma una pequeña vaina bajo la membrana plasmática, lo que surge como una nueva estructura, que diferencia ambas clases respecto a otros grupos (Baccetti, 1987). La morfología del espermatozoide se correlaciona tanto con el modo de transferencia del espermatozoides (Nelson, 1982; Rebecchi y Guidi, 1991 y 1995; Guidi y Rebecchi, 1996; Rebecchi, 1997), como con algunas estructuras esclerificadas de huevos y adultos (Guidi y Rebecchi, 1996).

En los eutardígrados el espermatozoide también presenta las tres regiones, pero el acrosoma es cilíndrico y el núcleo es helicoidal (Figura 2.3.1) (Nelson, 1982). Un carácter único de la clase Eutardigrada es la presencia de un penacho posterior de unidades fibrosas (Figura 2.3.1) (Rebecchi y Guidi, 1991). Es importante destacar

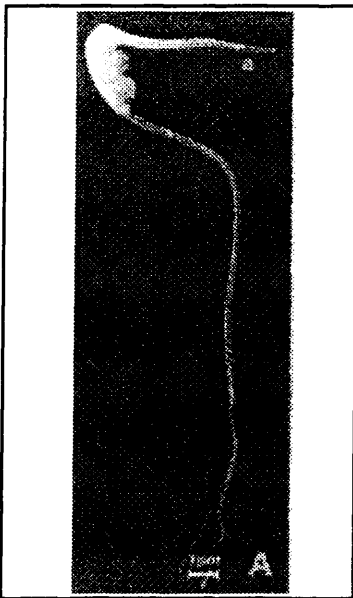


Figura 2.3.1: Espermatozoide testicular de *Xerobiotus pseudohufelandi*. Imagen obtenida en Adiyodi *et al.* (2000). Barra = 1 μ m.

que estas características de los espermatozoides de los eutardígrados se corresponden con las de organismos que todavía no han abandonado completamente el medio acuático (Baccetti, 1987).

Los espermatozoides de los heterotardígrados, a diferencia de los anteriores, tienen una cabeza globosa asimétrica, un núcleo no helicoidal, un acrosoma aberrante y un flagelo sin penacho posterior (Nelson, 1982). En esta clase, tanto en grupos marinos como no marinos, los espermatozoides están menos especializados que en la clase Eutardigrada (Nelson, 1982). De hecho, la morfología de los gametos de los machos en los heterotardígrados sugiere una fecundación externa, a diferencia de la de los eutardígrados que sugiere una fecundación interna (Kristensen, 1979).

2.3.1.2.- Aparato reproductor femenino

La gónada de la hembra está sobre el intestino, conectada con la pared dorsal del cuerpo por pequeños ligamentos, como en los machos (Dewel *et al.*, 1993). Su tamaño depende tanto del tamaño del animal, como del grado de maduración de las células germinales, como se ha visto en *Xerobiotus pseudohufelandi*, *Pseudobiotus megalonyx* y *Amphilobus volubilis* (Rebecchi y Bertolani, 1994).

Existen múltiples diferencias morfológicas entre las clases Eutardigrada y Heterotardigrada. El oviducto es único y se abre en el recto en los eutardígrados (Marcus, 1929), mientras que sale directamente al exterior, mediante un gonoporo, en los heterotardígrados (Dewel *et al.*, 1993) (Figura 2.2.1). Muchos heterotardígrados marinos tienen receptáculos seminales pareados, localizados en los laterales de la gónada (Dewel *et al.*, 1993), mientras que en ciertas especies de eutardígrados hay un único receptáculo seminal que se abre dentro del intestino posterior (Marcus, 1929; Nelson, 1982; Bertolani, 1983; Ramazzotti y Maucci, 1983). Sin embargo, las hembras de la especie *Ramazzottius oberhaeuseri* tienen un receptáculo seminal que no es homólogo al de otras especies de eutardígrados (Rebecchi y Bertolani, 1988).

El proceso de maduración de las células germinales de la hembra, u oogénesis, produce una división desigual que da como resultado varios grupos de células, que rellenan totalmente la gónada (Nelson, 1982). Cada grupo de células está formado por un oocito y siete trofocitos, o células “enfermera”, unidas a aquél mediante puentes intercelulares. A medida que los oocitos maduran, los trofocitos se retraen y se desintegran (Nelson, 1982). Tanto los oocitos como los trofocitos tienen células de reserva. La mayoría de los tardígrados contienen en la gónada grupos de oocitos en estados de maduración similares; sin embargo, algunos tardígrados marinos desarrollan un solo oocito cada

vez (Pollock, 1995).

Tanto en los eutardígrados hermafroditas como en los gonócoricos (con dos sexos separados) la maduración de los oocitos está sincronizada con la muda (Rebecchi *et al.*, 2000a). Bertolani (1975) ya había correlacionado las distintas fases del proceso de meiosis de los oocitos con el proceso de la muda. Cuando, durante el proceso de la muda, el revestimiento cuticular del intestino anterior se pierde, comienza la producción de vitelo en las células germinales; en esa etapa, los cromosomas de los oocitos aún no son visibles (Nelson, 1982). Los cromosomas son evidentes al final de la Profase I, que coincide con la reconstrucción del revestimiento cuticular (Bertolani, 1975). La meiosis se detiene en Metafase I hasta la ovoposición, en las especies que ponen los huevos dentro de la exuvia, o hasta haberse desprendido de la cutícula, en las especies que depositan los huevos libres (Nelson, 1982).

2.3.1.3.- Aparato reproductor en hermafroditas

Los individuos hermafroditas presentan una única gónada, denominada *ovotestis*, que normalmente contiene células germinales de la hembra y del macho localizadas en pequeñas áreas no delimitadas (Bertolani y Manicardi, 1986). Aún así, los gametos de los machos se suelen desarrollar en los polos anterior y posterior de la gónada (Rebecchi *et al.*, 2000b). La inexistencia de barreras morfológicas que aislen la región de células germinales de la hembra de la de los machos y el, relativamente bajo, número de espermatozoides maduros en la gónada (Bertolani, 1987) sugieren que se produce autofecundación (Rebecchi *et al.*, 2000b), como ocurre en otros animales hermafroditas (Adiyodi y Adiyodi, 1992; Wasson, 1999). El patrón de maduración de las células germinales en la gónada comprende cuatro estados (Rebecchi *et al.*, 2000b):

- Estado 1: se puede dividir en tres fases: la primera, caracterizada por una gónada muy pequeña con células en su interior, que son pequeñas y no diferenciadas; la segunda fase, en la que son claramente reconocibles las espermátidas tempranas y tardías, pero sin diferenciarse los componentes femeninos; y la tercera fase, caracterizada por la presencia de gametos de masculinos y femeninos, representados estos últimos por los oocitos previtelogénicos, un citoplasma escaso y los núcleos con cromatina organizada en grupos.
- Estado 2: se inicia la vitelogénesis, los oocitos tienen el citoplasma rico en yema, los núcleos tienen la cromatina enrollada y los nucleolos son evidentes. Hay

- espermatozoides, espermátidas y espermatoцитos en las regiones anterior y posterior de la gónada, y también, a veces, en la zona media.
- Estado 3: la gónada aumenta su tamaño, llegando a medir más de la mitad de la longitud del animal.
 - Estado 4: la gónada alcanza su tamaño máximo ocupando gran parte de la cavidad corporal. Los oocitos se encuentran al final de la vitelogénesis.

2.3.2.- Tipos de reproducción

El tipo de reproducción de los tardígrados está claramente ligado al medio en el que viven. En el medio marino todos los tardígrados son anfigiméticos (tienen verdadera reproducción sexual, con unión de dos gametos de distintos progenitores) (Bertolani, 1987). La colonización de medios más inestables, como el límnic o el terrestre, produjo, o hizo posible, la aparición y extensión de la partenogénesis (meiótica y ameiótica), que prevalece en los heterotardígrados no marinos y en los eutardígrados, incluso cuando hay anfigimixis en la población (Rebecchi *et al.*, 2000a; Nelson y Marley, 2000). Esta capacidad de colonizar nuevos hábitats se podría explicar considerando el alto potencial reproductor de las poblaciones partenogenéticas, comparado con el de las poblaciones anfigiméticas (Bertolani *et al.*, 1990). Los individuos partenogenéticos *thelytokous* (partenogénesis con producción únicamente de hembras) tienen una gran capacidad de colonización frente a los individuos anfigiméticos, ya que sólo requieren de un individuo para colonizar un territorio (Bertolani *et al.*, 1990).

En el *phylum* Tardigrada se pueden encontrar especies y/o poblaciones gonócoricas, partenogenéticas y hermafroditas (Ramazzotti, 1972; Bertolani, 1979a y b; Nelson, 1982). A continuación se describen las características de cada una de estas estrategias de reproducción.

2.3.2.1.- Reproducción sexual

La reproducción sexual parece ser lo habitual entre los tardígrados marinos, aunque también aparece, pero con menos frecuencia, entre los dulceacuícolas y los terrestres (Bertolani, 1987).

El dimorfismo sexual entre machos y hembras con reproducción sexual se presenta en distintos grados en el *phylum* Tardigrada. Va desde diferencias estructurales en el gonoporo de los tardígrados marinos (Pollock, 1970a y 1975), hasta una igualdad mor-

fológica completa en algunos eutardígrados no marinos (Nelson, 1982). En general, parece que los machos son más pequeños que las hembras (Dewel *et al.*, 1993; Rebecchi y Nelson, 1998). También existen diferencias en el tipo de dimorfismo sexual entre heterotardígrados y eutardígrados.

El gonoporo de las hembras de los heterotardígrados tiene seis lóbulos en forma de roseta (Figura 2.3.2). Está localizado en la línea medioventral, entre el tercer y el cuarto par de patas, mientras que el ano está separado del gonoporo y se localiza entre el cuarto par de patas (Dewel *et al.*, 1993). El gonoporo de los machos tiene forma oval, de media luna o de papila tubular



Figura 2.3.2: Gonoporo femenino en *Echiniscus trisetosus*. Barra = 0,01 mm.

y abre justo antes del ano. Hay algunas especies marinas cuyo dimorfismo sexual se aprecia en la longitud relativa del cirro A y de los *clavae*, normalmente más largos en el macho que en la hembra (Renaud-Mornant, 1982).

Los eutardígrados, a diferencia de los heterotardígrados, tienen una única cloaca en ambos sexos, cloaca que no presenta dimorfismo sexual. El dimorfismo sexual entre los eutardígrados aparece en un número limitado de especies y siempre asociado a caracteres de las patas (Rebecchi y Nelson, 1998). Por ejemplo, los machos de la especie *Milnesium tardigradum* sexualmente maduros tienen modificadas las uñas del primer par de patas (Dewel *et al.*, 1993). En algunas especies se desarrollan caracteres sexuales secundarios en el momento de la fecundación, cuando el macho está listo para copular (Rebecchi y Nelson, 1998).

2.3.2.2.- Partenogénesis

La partenogénesis en tardígrados es siempre telitoca, sólo nacen hembras (Bertolani, 2001). Se trata de una reproducción muy común en los tardígrados que se encuentran en la hojarasca, los musgos y los hábitats dulceacuícolas (Bertolani, 1971a y b, 1975, 1976, 1979b y 1982b; Bertolani y Boinagurelli, 1990).

Este tipo de reproducción por partenogénesis es común en los heterotardígrados de la familia Echiniscidae. Puede aparecer en géneros donde no hay machos, como por ejemplo *Echiniscus*, o en géneros donde éstos son muy raros, por ejemplo *Richtersius* (Nelson, 1982 y 1995).

Con frecuencia, la partenogénesis está asociada a la poliploidía, pero ninguna de las dos es requisito necesario para la existencia de la otra (Bertolani, 1982; Bertolani *et al.*, 1990). La poliploidía es muy común en varios géneros y especies del *phylum* Tardigrada y en los ejemplares que aparecen en hábitats no marinos (Rebecchi y Bertolani, 1988). Puede tener varios orígenes geográficos y temporales (Rebecchi y Bertolani, 1988), e incluso algunas formas poliploides podrían haber surgido por hibridación.

La poliploidía es frecuente en varias familias y géneros de eutardígrados, que habitan distintos microambientes, donde conviven citotipos diferentes (diploides, triploides y tetraploides) de una misma morfoespecie, en un mismo musgo o liquen (Rebecchi, 1991). Tal es el caso de *Ramazzottius oberhaeuseri* que presenta tres citotipos distintos (Rebecchi y Bertolani, 1988): 1) gonócoricos, diploides y anfimícticos, 2) sin machos, triploides y partenogenéticos, y 3) sin machos, tetraploides y partenogenéticos. En esta clase, la poliploidía puede ser ameiótica (es la más frecuente), no se produce recombinación (Rebecchi *et al.*, 2000b), o meiótica (apomíctica) que aparece en citotipos triploides y tetraploides de eutardígrados terrestres y dulceacuícolas (por ejemplo, en representantes de los géneros *Macrobiotus*, *Hypsibius* y *Pseudobiotus*).

Como en el resto de los invertebrados, la poliploidía genera un aumento de tamaño somático (Bertolani, 1982b). En cualquier caso, el hecho de que un tardígrado sea grande no implica necesariamente que sea poliploide (Bertolani, 1971b, 1973 y 1982b; Bertolani y Mambrini, 1977).

2.3.2.3.- Hermafroditismo

El hermafroditismo es prácticamente exclusivo de los eutardígrados dulceacuícolas y semiterrestres, por lo que hay que suponer que es derivado (Bertolani, 1987). Se ha observado en especies que habitan musgos, hojarasca, lagos y ríos (Bertolani, 2001). Aparece en especies del género *Macrobiotus* (Nelson, 1982), *Amphilobus*, *Hypsibius*, *Parhexapodibius* y *Necopinatum* (Bertolani, 2001). Sólo se conoce un caso de hermafroditismo en un heterotardígrado marino, *Orzeliscus* cf. *belopus* (Kristensen, com. pers.,

en Bertolani, 1987). De hecho, no se han encontrado casos de hermafroditismo en los heterotardígrados semiterrestres (Rebecchi *et al.*, 2000 b).

Los datos cariológicos sugieren que algunos casos de hermafroditismo se deben a la pérdida de un pequeño fragmento cromosómico (Bertolani, 1987).

2.3.3.- Apareamiento y Fecundación

Una vez que los individuos adultos gonócoricos son sexualmente maduros y han desarrollado sus células germinales respectivas, el ciclo de los tardígrados continúa con el apareamiento y la fecundación de los oocitos. Sin embargo, ambos comportamientos sólo se han observado directamente en un escaso número de especies de tardígrados (Nelson, 1982).

Dentro del *phylum* se dan los dos tipos de fecundación: externa e interna.

Se han encontrado, hasta el momento, dos hechos que evidencian la existencia de fecundación externa. Por un lado, se ha observado en algunas especies que las hembras depositan los oocitos dentro de la cutícula vieja y los machos depositan el esperma dentro de la apertura cloacal justo antes de que la hembra mude (Nelson, 1982 y 1991a; Rebecchi *et al.*, 2000b). Por otro lado, en algunos heterotardígrados marinos, se ha deducido que la fecundación es externa a partir de la morfología externa del gameto del macho, de tipo primitivo, y de la presencia de receptáculos seminales cuticulares con una apertura al exterior distinta del gonoporo (Kristensen, 1979; Kristensen y Hallas, 1980; Bertolani, 1992).

La fecundación interna se produce en los eutardígrados independientemente de la muda. Se ha observado que el macho deposita el esperma en la cloaca y fecunda los oocitos en el ovario de la hembra (Nelson, 1991a). Por otra parte, la existencia de este tipo de fecundación queda avalada por la presencia de espermatecas internas y, en algunos casos, por la propia morfología del espermatozoide (Rebecchi, 1997). Los tardígrados presentan los pasos adaptativos a la vida terrestre con fecundación interna típica de otros *phyla* (Baccetti, 1987).

2.3.4.- Desarrollo

Tras la fecundación del oocito, bien por la unión de los gametos femeninos y masculinos en individuos gonócoricos y hermafroditas, bien por la división del gameto en partenogénéticos, el desarrollo del nuevo individuo comienza con la formación del

huevo. El huevo, independizado de su madre, inicia su desarrollo, que se extiende desde antes de que el individuo rompa la cáscara del huevo (desarrollo embrionario), hasta que, fuera de éste, alcanza la madurez sexual (desarrollo postembrionario).

2.3.4.1.- Desarrollo embrionario

La morfología de los huevos en los tardígrados tiene valor taxonómico, sobre todo entre los taxones del género *Macrobiotus*, donde su conocimiento es necesario para la determinación a nivel de especie (Nelson y Schuster, 1981).

Según su morfología, se distinguen dos tipos de huevos (Nelson, 1982):

- Huevos lisos (Figura 2.3.3): suelen tener forma ovalada y la cáscara muy fina. Se depositan en la exuvia durante la muda, en número de 2 a 60. Son característicos de los heterotardígrados y de algunos eutardígrados (por ejemplo, de los géneros *Pseudobiotus*, *Hypsibius*, *Isohypsibius* o *Milnesium*, de algunas especies del género *Macrobiotus*).
- Huevos ornamentados (Figura 2.3.3): suelen ser esféricos, con salientes; la cáscara tiene poros y/o está reticulada. Se depositan libres, a veces de uno en uno y a veces adheridos entre sí en pequeños grupos. Algunos tardígrados acuáticos los depositan en conchas vacías o en los exoesqueletos de cladóceros, ostrácosos o insectos. Hay algunas especies (de géneros de la familia Hypsibiidae) que pueden tener los huevos, ornamentados, dentro o fuera de la exuvia. Un heterotardígrado marino, *Echiniscoides sigismundi*, pone uno o dos huevos libres que luego porta en sus extremidades caudales (Ramazzotti, 1972). El usual es de 1 a 15.

Los tardígrados que habitan medios dulceacuícolas y terrestres producen tanto huevos lisos dentro de la exuvia como ornamentados libres; sin embargo, los heterotardígrados más primitivos tienen huevos lisos puestos libres (Bertolani *et al.*, 1996), es decir, fuera de la exuvia.

El primero en realizar una descripción detallada del desarrollo embrionario de los tardígrados fue Cuénot (1932). La primera división del huevo es holoblástica (Nelson, 1982). La blástula es una *coeloblastula*, con una pequeña cavidad central (blastocèle) rodeada por una capa de células con núcleos periféricos (Cuénot, 1932). La gastrulación se produce por delaminación (Nelson, 1982). Las células de la pared de la blástula se dividen. Las células internas migran para rellenar el blastocèle y forman el endodermo,

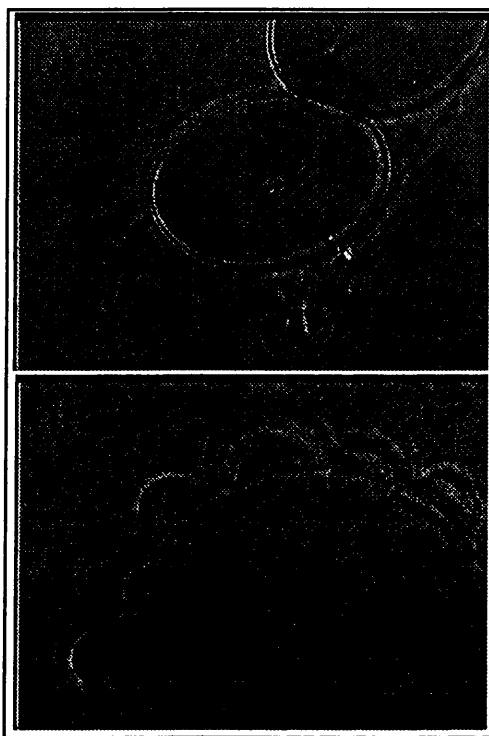


Figura 2.3.3: Huevos lisos (A) y con ornamentación (B) en tardígrados. Barras = 0,01 mm.

mientras que la capa de células más externa forma el ectodermo (Cuénot, 1932; Nelson, 1982). En este punto, el embrión es macizo. Cuando tiene entre 50 y 60 células aparece una cavidad interna en el endodermo que forma el arquéteron, el lumen definitivo del intestino (Nelson, 1982). El embrión se enrolla y da lugar al protocdeo en la zona ventral, que conecta con el arquéteron para formar un intestino completo (Cuénot, 1932). El mesodermo se produce a partir de la formación de cinco bolsas arquéticas (Nelson, 1982). El par de bolsas anterior se localizan en la cabeza y son ectomesodérmicas. Los otros dos pares de bolsas son enterocélicas y se localizan en el tronco. Las dos bolsas posteriores se trasladan dorsalmente y se fusionan, para formar la

gónada. Las paredes de los otros cuatro pares de bolsas se rompen y forman las células musculares y las células de la cavidad corporal.

El lapso de tiempo desde la ovoposición hasta la eclosión del huevo varía entre especies, dentro de las especies y con las condiciones ambientales (por ejemplo, la temperatura, la humedad atmosférica y la época del año; Nelson, 1982). El tiempo de desarrollo de los huevos varía entre 4 y 10 días; el desarrollo embrionario entre 3 y 40 días, según Nelson y Schuster (1981) y entre 5-20 y 26-31 días respectivamente según Nelson (1982). Cuando finaliza el desarrollo embrionario, el tardígrado inmaduro emerge del huevo, rompiendo la cáscara con los estiletes y la ayuda de las patas traseras, y por un aumento de la presión hidrostática (Ramazzotti y Maucci, 1983).

2.3.4.2.- Desarrollo postembrionario

El individuo juvenil no se diferencia del adulto, salvo en lo concerniente a: i) tamaño (entre un 1/3 y 1/5 más pequeño; Nelson, 1982), ii) estado de las gónadas (aún inmaduras) y iii) algún detalle morfológico (Cuénot, 1932) (pequeñas diferencias en las uñas y los placoides; Nelson, 1982). El crecimiento durante el desarrollo postembrionario se

produce por un crecimiento individual de las células, más que por una división de éstas en las sucesivas mudas (Nelson, 1991a).

Los heterotardígrados juveniles de la familia Echiniscidae sólo tienen dos uñas en cada pata y las estructuras cuticulares, como espinas y filamentos, no están totalmente

desarrolladas; no tienen ni ano ni gonoporo (Nelson, 1982). En el Figura 2.3.4 se puede ver un esquema de las características de los distintos estados de los heterotardígrados juveniles (Bertolani *et al.*, 1984).

A lo largo de las 2-7 primeras mudas se produce un aumento de tamaño (Nelson, 1982). A partir de la segunda o tercera mudas, el tardígrado es sexualmente maduro y mantiene la producción de huevos durante toda su vida (Nelson y Schuster, 1981; Nelson, 1995). Después de alcanzar la madurez sexual, sigue mudando hasta alcanzar su tamaño máximo (Ramazzotti, 1972).

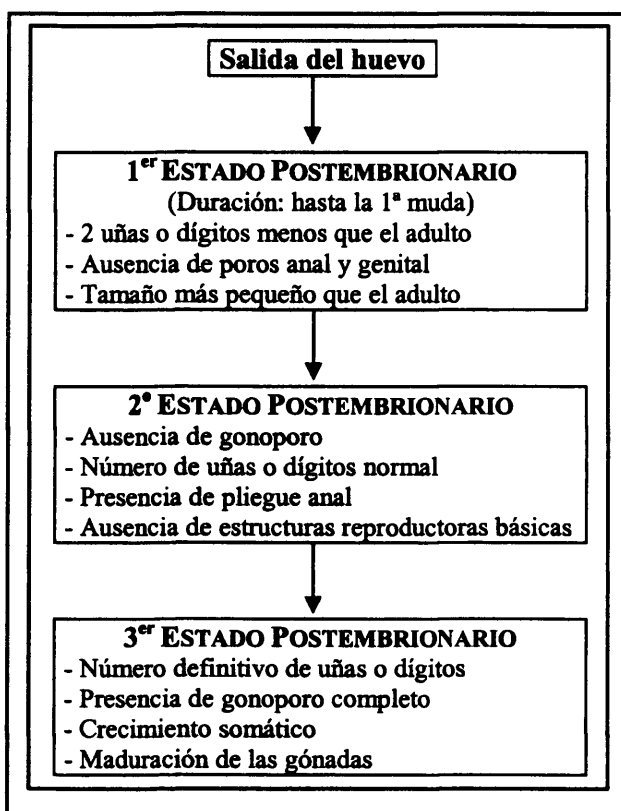


Figura 2.3.4: Características de los distintos estados del desarrollo postembrionario de los heterotardígrados juveniles (Bertolani *et al.*, 1984).

2.3.5.- Ciclo vital

El ciclo vital de los tardígrados, cuyas distintas fases se han comentado en los apartados anteriores, se encuentra resumido en el Figura 2.3.5. Se estima que el ciclo vital completo de los tardígrados dura entre 3 y 30 meses (Ramazzotti y Maucci, 1983); sin embargo, el período que va desde que eclosiona el huevo hasta la muerte del tardígrado puede ser mucho más largo, debido a los períodos en que el animal entra en criptobiosis (Nelson y Marley, 2000). Pollock (1970b), en tardígrados marinos, y Franceschi *et al.* (1962 y 1963), en especies muscícolas, encontraron un ciclo vital mucho más corto, entre 3 y 4 meses, intervalo que se parece más a los registros encontrados en microfau- na de tamaño y biología similares a la de los tardígrados (Ramazzotti y Maucci, 1983).

El ciclo vital de algunas especies es difícil de seguir porque presentan cicломorfosis. La cicломorfosis (polimorfismo estacional) es un fenómeno que se ha encontrado en dos especies del *phylum* Tardigrada, en una marina (*Halobiotus crispae*; Kristensen, 1982a) y en una muscícola (*Amphibolus* sp.; Rebecchi y Bertolani, 1994). Este fenómeno no se ha estudiado en rotíferos dulceacuícolas, cladóceros, copépodos planctónicos dulceacuícolas y colémbolos (Kristensen, 1982a). Es a este último grupo al que más se parece la cicломorfosis de los tardígrados, quizá como convergencia por la adaptación a las condiciones del Ártico o al invierno (Kristensen, 1982a). Este fenómeno no se ha estudiado en tardígrados dulceacuícolas (Nelson y Marley, 2000).

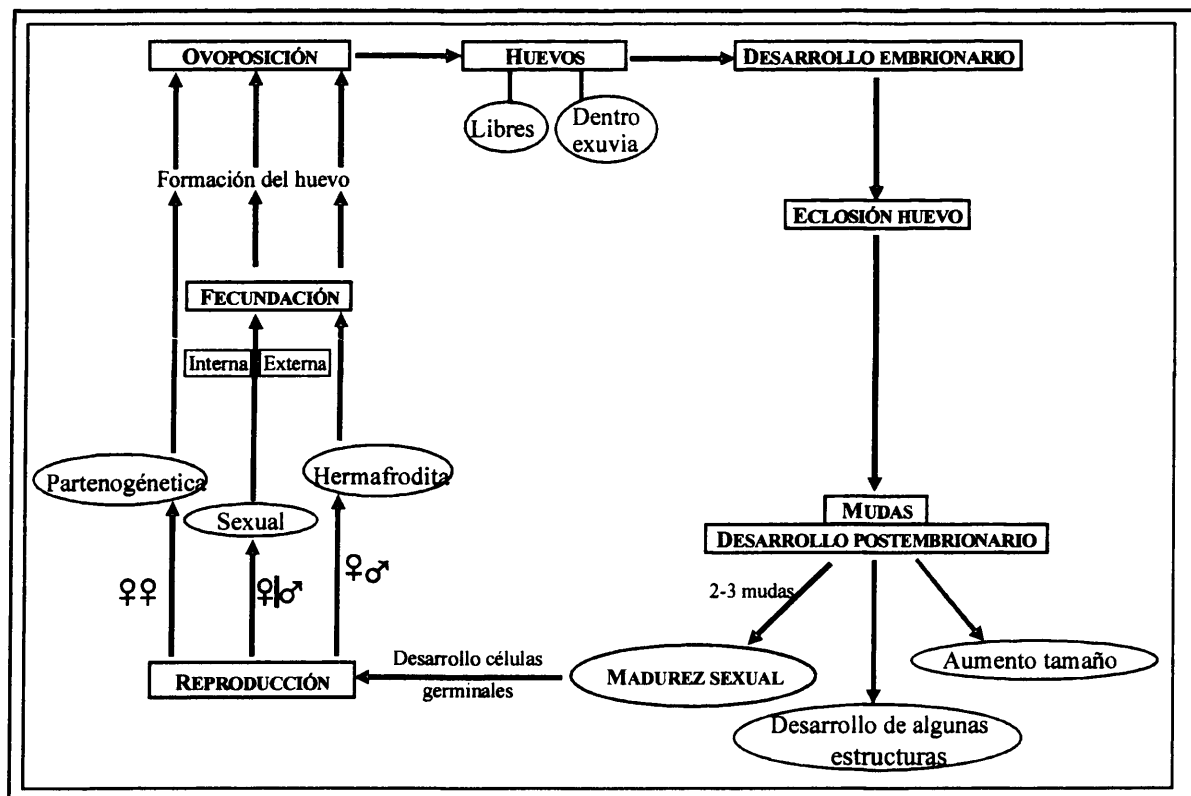


Figura 2.3.5: Ciclo vital de los tardígrados.

2.4.- MATERIAL GENÉTICO

El material genético y su variabilidad ha ido cobrando, desde el último cuarto del pasado siglo, cada vez más importancia en áreas como la taxonomía, la sistemática o la biología de los distintos grupos. Lo mismo ocurre en Tardigrada, donde están comenzando a desarrollarse este tipo de estudios. A continuación se expone de forma resumida lo estudiado hasta ahora para este *phylum*.

La tendencia general en el número cromosómico de los representantes del *phylum* Tardigrada es hacia valores uniformes, aunque hay casos en los que el análisis citotaxonomico ha contribuido a diferenciar entre dos especies afines (Bertolani, 1982b).

No parece que haya diferencias significativas entre el número cromosómico de eutardígrados y heterotardígrados (Bertolani, 1982b), aunque se dan entre los géneros de una misma subfamilia. Por ejemplo, los géneros *Itaquiscon* y *Diphascon* de la subfamilia Itaquisconinae, se caracterizan por un cariotipo $2n=16$ y $2n=10$ ó $2n=12$, respectivamente (Bertolani, 1982b). Las diferencias también pueden aparecer entre especies de un mismo género. Así, *Amphilobus weglarskae*, una especie hermafrodita, tiene $2n=10$, mientras que *Amphilobus nebulosus* y *Amphilobus volubilis*, especies similares a *Amphilobus weglarskae*, aunque gonocoristas, tienen $2n=12$ (Bertolani, 1982b). Estas diferencias cromosómicas pueden llegar a aparecer incluso entre poblaciones de una misma especie. Por ejemplo, en *Isohypsibius granulifer* (Bertolani, 1982b) hay cuatro poblaciones separadas geográficamente por apenas unos kilómetros que son morfológicamente iguales; sin embargo, se han encontrado dos de estas poblaciones con $2n=12$ y otras dos con $2n=8$. También se pueden dar casos de poliploidía tanto ameiotica como meiotica (menos frecuente), en citotipos triploides y tetraploides de eutardígrados terrestres y dulceacuicolas de los géneros *Macrobiotus* o *Pseudobiotus* (Rebecchi *et al.*, 2000b).

El tamaño del genoma de las especies de tardígrados en las que esta característica se ha estudiado, varía entre 0,08 y 0,82 pg (Redi y Garagna, 1987; Bertolani *et al.*, 1994a). Este intervalo es bajo si se compara con el de otros invertebrados, siendo similar al de nematodos y al de algunos insectos (Sparrow *et al.*, 1972). El pequeño tamaño y la poca variabilidad del genoma de los tardígrados podría relacionarse con el alto grado de especialización del *phylum* (Hinegardner, 1976; Bier y Mueller, 1969; Juan y Petitpierre, 1991; Garagna *et al.*, 1996).

En cuanto a secuencias nucleotídicas cuentan fundamentalmente con secuencias parciales de un gen nuclear, ARNr 18S, en seis especies (*Thulinia stephaniae*, *Hypsibius* sp., *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus* sp., *Milnesium tardigradum* y *Echiniscus viridissimus*) cuyas secuencias se han depositado en el GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi>). Casi todas las secuencias pertenecen a genes conservados (como factor de elongación, polimerasa II o genes codificadores de proteínas) utilizados en estudios filogenéticos (Goldstein y Blaxter, 2002; Jørgensen y Kristensen, 2004).

2.5.- HISTORIA NATURAL

En este apartado se pretende resumir algunos aspectos de la historia natural de los tardígrados, desde los hábitats en los que se pueden encontrar, hasta los procesos fisiológicos y las implicaciones de la criptobiosis en este grupo, tratando temas tan diversos como los patrones de distribución de la abundancia y la riqueza de especies, aspectos de la biología del grupo como su capacidad de dispersión y movimiento, o su interacción con el entorno.

2.5.1.- Hábitats donde se han encontrado

A pesar de que se han encontrado tardígrados en todo tipo de ambientes, desde los trópicos hasta el Ártico y el Antártico (Nelson y Marley, 2000), las observaciones son muy limitadas y particularmente escasas en Asia, África, Sudamérica y Australasia (McInnes, 1994). Se han encontrado tardígrados a una profundidad de 100 m en el fondo de lagos, a 4700 m de profundidad en las zonas abisales oceánicas, así como en las aguas más profundas de las llanuras continentales y las zonas intertidales (Renaud-Mornant, 1982 y 1987), como también pueden habitar en la cima de montañas a 6600 m de altitud (Nelson y Schuster, 1981; Nelson, 1995).

En una primera división, se pueden diferenciar los componentes de este *phylum* según se desarrollen en hábitats marinos o limnoterrestres (Ramazzotti y Maucci, 1983).

2.5.1.1.- Hábitats marinos

Hay relativamente pocos estudios sobre tardígrados marinos, aunque éstos indican una alta diversidad morfológica (Renaud-Mornant, 1982). Dentro de los hábitats marinos se reconocen tres grupos ecológicos (Nelson, 1991a): el primero, integrado por un pequeño número de especies que viven en algas intertidales u otros sustratos, incluidos invertebrados, el segundo, formado por un grupo de especies que habitan los medios intersticiales y un tercer grupo, muy diversificado, que se encuentra en las zonas abisales.

Las especies que habitan los medios marinos y salobres suelen pertenecer a la clase Heterotardigrada. Sólo se ha encontrado en ellos una especie de la clase Eutardigrada, *Isohypsibius stenostomus* (Nelson, 1982).

2.5.1.2.- Hábitats limnoterrestres

Los hábitats limnoterrestres incluyen, por un lado, los hábitats relacionados con aguas dulceacuícolas, lagos, ríos, charcas, etc. y sus respectivos medios intersticiales, y, por otro, los medios terrestres, con sustratos como musgos, líquenes, hepáticas, hojarasca, suelos (hasta los 5-10 cm de profundidad) o fanerógamas de tipo “almohadillado” (plantas de los géneros *Silene*, *Saxifraga* o *Androsace*, por ejemplo).

Las especies dulceacuícolas pertenecen casi exclusivamente a la clase Eutardigrada. De la clase Heterotardigrada es dulceacuícola la especie *Carphania fluvialis* (Binda y Kristensen, 1986), y pueden aparecer ocasionalmente especies de los géneros *Echiniscus*, *Hypechiniscus* y *Pseudechiniscus* (Dastyh, 1987; Kristensen, 1987). El único artrotardígrado que se ha encontrado en agua dulce es *Styraconyx hallasi*. La especie *Echinursellus longiunguis*, originariamente descrita como un artrotardígrado del lago Chugara (Chile), es en realidad un estado quístico del eutardígrado *Pseudobiotus longiunguis* (Kristensen, 1987). La especie *Thermozodium esakii* (que dio lugar a la descripción de una clase, Mesotardigrada) se encontró en una fuente termal, otro medio dulceacuícola, en Japón. A consecuencia de un terremoto en la zona donde se encontró, desaparecieron tanto la localidad tipo como el material tipo. Desde entonces no se ha encontrado esta especie, ni ninguna otra que pudiera ubicarse dentro de la clase Mesotardigrada. Este hecho dificulta la resolución del estatus taxonómico de *Thermozodium esakii* y de la clase Mesotardigrada.

El *phylum* Tardigrada está muy poco estudiado en el medio intersticial y son muy pocas las especies consideradas verdaderos estigobios (Juberthie y Decu, 1998). A veces se encuentran especies cosmopolitas de agua dulce en muestras intersticiales, tal es el caso de: *Dactylobiotus macronyx*, *Dactylobiotus dispar*, *Macrobiotus hufelandi*, *Hypsibius convergens*, *Hypsibius dujardini*, *Isohypsibius granulifer*, *Isohypsibius tetradyloides*, *Pseudobiotus augusti* y *Disphascon (Diphascón) alpinum* (Juberthie y Decu, 1998). En la Tabla 2.5.1 se detallan las especies encontradas en muestras intersticiales, indicando qué especies se consideran verdaderos estigobios.

En los medios terrestres viven especies de tardígrados de ambas clases, Eutardigrada y Heterotardigrada. Aparecen géneros como, por ejemplo, *Macrobiotus*, *Hypsibius*, *Platicrista*, *Itaquascon*, *Fujiscon*, *Eohypsibius*, *Amphilobus*, *Doryphoribius*, *Ramazzottius*, *Isohypsibius*, *Diphascón* y *Milnesium* de la clase Eutardigrada y, por ejemplo, *Echiniscus* y *Pseudechiniscus* de la clase Heterotardigrada (Nelson y Higgins, 1990; Ito, 1991 y 1997).

Tabla 2.5.1: Lista de las especies que se han encontrado en el medio intersticial. En los superíndices se indican los artículos de donde se ha obtenido la información para cada especie. 1 = McInnes y Ellis-Evans, 1997; 2 = Ramazzotti y Maucci, 1983; 3 = Bertolani, 1982a; 4 = Nielsen, Scharff y Eibye-Jacobsen, 1996; 5 = Bertolani, Guidi y Rebecchi, 1995; 6 = Jubethie y Decu, 1999; 7 = Strayer, Nelson y O'Donnell, 1994; 8 = Schuster, Toftner y Grigarick, 1977; 9 = Botosaneanu, 1986; 10 = Pilato y Catanzaro, 1989; 11 = Bertolani, 1981a; 12 = Nelson y McInnes, 2002. * = especie estigobia según Jubethie y Decu, 1998; ** = género dulceacuícola según Nelson, 1991a.

Clase EUTARDIGRADA Marcus, 1927

Orden APOCHELA Schuster, Nelson, Grigarick & Christenberry, 1990

Familia Milnesiidae Ramazzotti, 1962

Género *Limmenius*

Género *Milnesium* *M. tardigradum*^{1,2}

Orden PARACHELA Schuster, Nelson, Grigarick & Christenberry, 1990

Familia Amphibolidae Bertolani, 1991

Género *Amphibolus* *A. weglarskae*^{2,3}

Familia Hypsibiidae Pilato, 1969

Género *Acutuncus* *A. antarcticus*¹

Género *Diphascon* (*Adropion*) *D. (A.) cf greveni*¹

*D. (A.) marcuzii*²

*D. (A.) scoticum*³

Género *Diphascon* (*Diphascon*) *D. (D.) alpinum*³

D. (D.) higginsii^{2,3}

D. (D.) granifer^{2,3}

D. (D.) nobilii^{2,3}

*D. (D.) ongulense*³

*D. (D.) pataneii*³

*D. (D.) pingue*¹

Género *Doryphoribius* *D. evelinae*^{2,4}

D. zappalai^{2,3,5}

Género *Eremobiotus* *E. alicatai*^{2,3}

Género *Hypsibius* *H. arcticus*^{1,2}

H. convergens^{5,6}

H. dujardini^{2,4,6,8}

*H. pallidus*³

Género *Isohypsibius* *I. annulatus minor*^{2,3}

*I. asper*¹

I. baldii^{3,7}

I. deconincki^{2,3,9*}

I. deflexus^{2,9*}

*I. elegans elegans*³

*I. elegans longiunguis*³

I. granulifer^{3,4,6,8}

I. itoi^{2,9*}

*I. marii*³

I. marcellinot^{2,3}

*I. monoicus*³

I. pappillifer^{1,8}

*I. pappi*³

*I. prosostomus*³

*I. reticulatus*³

*I. ronsisvallei*³

I. saltursus^{8,9*}

I. sattleri^{3,5}

I. tetradactyloides^{2,3,6}

*I. tubereticulatus*¹⁰

*I. verae*¹⁰

Tabla 2.5.1 (Continuación)

Género <i>Itaquascon</i>	<i>I. trinacriae</i> ³
Género <i>Mixibius</i>	<i>M. saracenus</i> ^{2, 3, 9*}
Género <i>Pseudobiotus</i> **	<i>P. augusti</i> ^{1, 2, 3, 4, 7}
	<i>P. longiunguis</i> ^{2, 3, 9}
	<i>P. matic</i> ^{2, 3, 9}
	<i>P. megalonyx</i> ³
Género <i>Thulinia</i> **	<i>T. ruffoi</i> ^{3, 5, 7}
	<i>T. stephaniae</i> ^{3, 9*}
Familia Macrobiotidae Thulin, 1929	
Género <i>Dactylobiotus</i> **	<i>D. ambiguus</i> ^{1, 2}
	<i>D. dispar</i> ^{2, 7}
	<i>D. grandipes</i> ^{2, 4, 8}
	<i>D. haplonyx</i> ^{9*}
	<i>D. macronyx</i> ¹²
	<i>D. parthenogeneticus</i> ^{5, 11}
	<i>D. selenicus</i> ¹¹
Género <i>Macrobiotus</i>	<i>M. brevipes</i> ^{2, 9*}
	<i>M. furciger</i> ¹
	<i>M. harmsworthi</i> ^{2, 5}
	<i>M. hufelandi</i> ¹²
	<i>M. cf liviae</i> ¹
	<i>M. longipes</i> ^{2, 9*}
	<i>M. norvegicus</i> ^{2, 9}
	<i>M. richtersi</i> ³
Género <i>Murrayon</i>	<i>M. hastatus</i> ^{2, 3}
	<i>M. nocentinae</i> ^{2, 3}
	<i>M. pullarii</i> ^{3, 4, 5, 7, 8}

Clase HETEROTARDIGRADA Marcus, 1927

Orden ARTHROTARDIGRADA Macrus, 1927

Familia Halechiniscidae Ramazzotti, 1962

Género *Styraconyx* *S. hallasi*^{2, 12}

Orden ECHINISCOIDEA Marcus, 1927

Familia Carphanidae Binda & Kristensen, 1996

Género *Carphania* *C. fluviatilis*^{9, 12}

Familia Echiniscidae Thulin, 1929

Género *Echiniscus* *E. jenningsi*¹

Clase MESOTARDIGRADA Rahm, 1937

Orden THERMOZODIA Ramazzotti & Maucci, 1993

Familia Thermozodiidae Rahm, 1937

Género *Thermozodium* *T. esakii*⁹

2.5.2.- Patrones de distribución de abundancias

Existe un cierto número de trabajos que estudian los patrones de distribución de abundancias de los tardígrados, y la gran mayoría se centran en estudios de los medios terrestres.

2.5.2.1- Patrones generales de abundancia. Dinámica poblacional

La densidad de individuos de las poblaciones de tardígrados es muy variable. De hecho, no se conocen las condiciones mínimas ni las óptimas para el crecimiento de estas poblaciones (Kinchin, 1994). Las estimas que se han hecho para los tardígrados que habitan el suelo oscilan mucho: por ejemplo, Franz (1952) encontró 300.000 tardígrados/m², mientras que Ito (1999) contabilizó entre 8.050 y 75.500 tardígrados/m². Lo mismo ocurre con las estimas en otros hábitats (Ramazzotti y Maucci, 1983). En cualquier caso, la densidad de los tardígrados terrestres se sitúa a la altura de otros grupos de artrópodos dominantes en las poblaciones, como los ácaros oribátidos o los colémbolos en el suelo (Nelson, 1991a).

Numerosos estudios se han centrado en la búsqueda de la relación entre la abundancia de tardígrados y algunas variables ambientales, como por ejemplo, la temperatura, la humedad (Franceschi *et al.*, 1962 a 1968; Morgan, 1977), la contaminación o la disponibilidad de alimento (Hallas y Yates, 1972), o con otros factores bióticos, como las relaciones de competencia, depredación o parasitismo de los tardígrados entre sí y con otros grupos (Nelson, 1991a; Nelson y Marley, 2000). Sin embargo, son pocas las conclusiones generales a las que se ha podido llegar. Lo que se ha observado en todos estos trabajos es que existen considerables diferencias entre microhábitats aparentemente idénticos (tanto en abundancia como en diversidad de especies), creando una microdistribución en “parches” que es lo que caracteriza, de forma general, las poblaciones de tardígrados (Nelson y Marley, 2000).

Al igual que la abundancia de tardígrados, la dinámica poblacional se ha estudiado principalmente en hábitats terrestres. Parece que las variaciones temporales de tardígrados tienen patrones unimodales, con máximos en primavera (para tardígrados marinos, Pollock, 1970c y para tardígrados muscícolas, Morgan 1977; Franceschi *et al.*, 1962; Steiner, 1994a), o patrones bimodales, con máximos en primavera y otoño (Nelson, Kincer y Williams, 1987).

2.5.2.2.- Proporción de sexos en las poblaciones

Las poblaciones de tardígrados suelen estar integradas en general por hembras durante todo el año (Ramazzotti, 1962), mientras que los machos alcanzan su máxima abundancia durante el invierno o a comienzos de primavera (Nelson y Schuster, 1981; Nelson, 1982). Normalmente las poblaciones con especies gonocóricas tienen una pro-

porción 1:1 (Bertolani, 1975). Sin embargo, en algunas poblaciones la proporción de sexos es 1:4, probablemente porque haya a la vez poblaciones gonocóricas conviviendo con poblaciones partenogenéticas de una misma especie (Bertolani, 1972a, b y 1975).

2.5.3.- Patrones de distribución de la riqueza de especies

A diferencia del número de trabajos que hay sobre los patrones de distribución de abundancia tardígrados, son muy pocos los que estudian los patrones de distribución de riqueza de especies. En general, estos trabajos se centran en la relación de la riqueza de especies con variables como la altitud, la especie de musgo o el hábitat (musgos, líquenes, charcas, arroyos, etc.) donde se han encontrado los tardígrados, aunque también se ha estudiado su relación con el tipo de roca sobre la que están (Collins y Bateman, 2001), las relaciones con otros grupos animales (Maucci, 1980), etc.

No hay acuerdo sobre si existe o no relación entre el número de especies y la altitud. Rodríguez Roda (1951), Dastych (1987a), Utsugi y colaboradores (1997) e Ito (1999) encontraron en sus trabajos que tal relación existía, a diferencia de Bartos (1939a), Beasley (1988), Nichols (1999) y Collins y Bateman (2001) que no encontraron ninguna relación. El principal problema de estos trabajos, además de que se realicen en lugares tan diferentes como Canadá, Estados Unidos, Nuevo Méjico, Japón, Polonia o España, es que no abarcan intervalos de altitud de la misma o similar magnitud, y estudian clases de altitudes de distintas amplitudes y límites. Los autores que encontraron relación entre la altitud y el número de especies, Rodríguez Roda (1951) en España, Dastych (1987) en Polonia e Ito (1999) en Japón, encontraron un máximo de diversidad entre los 1000 y los 2000 m de altitud, mientras que Utsugi *et al.* (1997) encontraron un máximo entre los 0 y los 500 m de altitud en Japón.

También se ha estudiado el número de especies de tardígrados en relación con la especie de musgo (Nelson, 1975), aunque sólo los trabajos de Hoffmann (1987), Miller, Miller y Heatwoke (1996) y Nichols (1999) dieron resultados positivos. Hallas (1978) ya apuntó que la especialización se daba entre el microhábitat y las distintas especies de tardígrados. En este mismo sentido, Bertolani y Rebecchi (1996) encontraron, en un estudio multihábitat, que muy pocas especies (3 de 39 que se encontraron) colonizaban más de un hábitat. Esto coincide con lo que encontró Ito (1999): la composición de especies en cada hábitat (líquen, musgo y suelo) no varía en las distintas épocas del año de muestreo, pero sí varía entre los distintos hábitats en una misma época del año.

Se ha tratado de encontrar, también, el patrón de distribución de una especie determinada en relación a ciertas variables ambientales. Un ejemplo lo constituyen los estudios que realizaron Ramazzotti y Maucci (1983) y Wright (1991), en los que trataban de determinar el patrón de distribución por especie según ciertas variables ambientales (insolación, humedad, temperatura ambiente, velocidad del viento) y en varios hábitats (suelo, musgos, líquenes, agua dulce, etc.). En base a sus resultados clasificaron las especies que habían encontrado según sus requerimiento hídricos, llegándose en ambos trabajos a resultados similares. En la Tabla 2.5.2 se comparan ambas clasificaciones.

Romano *et al.* (2001), al analizar la diversidad de los tardígrados a lo largo de un río (en Alabama, EEUU) utilizando diferentes índices, encontraron una distribución de la diversidad diferencial según el tramo del río, aunque con bajos índices de diversidad en toda la longitud estudiada.

Tabla 2.5.2: Comparación de la clasificación de algunas especies de tardígrados, según sus requerimientos hídricos, realizada por Wright (1991) y Ramazzotti y Maucci (1983).

	<u>Wright</u>	<u>Ramazzotti y Maucci</u>
<u>Xerófilas</u>	<i>Milnesium tardigradum</i> <i>Ramazzottius oberhaeuseri</i>	<i>Milnesium tardigradum</i> <i>Ramazzottius oberhaeuseri</i> <i>Echiniscus testudo</i>
<u>Euritópicas</u>	<i>Macrobiotus richtersi</i> <i>Isohypsibius prosostomus</i> <i>Echiniscus testudo</i>	<i>Macrobiotus richtersi</i> <i>Isohypsibius prosostomus</i> <i>Macrobiotus hufelandi</i>
<u>Higrófilas</u>	<i>Hypsibius dujardini</i> <i>Macrobiotus hufelandi</i> <i>Isohypsibius tuberculatus</i>	<i>Hypsibius dujardini</i>
<u>Hidrófilas</u>	<i>Macrobiotus dispar</i>	<i>Macrobiotus dispar</i>

2.5.4.- Efectos de las alteraciones del medio sobre los tardígrados

Se conoce muy poco sobre los efectos que la contaminación tiene en los tardígrados. Entre las escasas conclusiones que se han obtenido, cabe destacar el hecho de que hay especies que podrían ser bioindicadoras de contaminación gaseosa por NO₂, como *Macrobiotus hufelandi* e *Isohypsibius prosostomus*, mientras que otros serían toxicotolerantes (a SO₂, CO, NO y NO₂), como *Macrobiotus persimilis* (Steiner, 1994a y b).

Otro resultado interesante es el efecto que tiene la alteración física del medio, como la canalización de un arroyo, sobre su población de tardígrados. En este caso, se

observó que aunque la población desaparecía en un principio, pasado un tiempo, volvía a su estado inicial, probablemente gracias a la recolonización por parte de las poblaciones de la zona alta del arroyo. La población recuperaba su diversidad, aunque la abundancia relativa de las especies dominantes quedaba alterada (Nelson, Kincer y Williams, 1987).

2.5.5.- Función de los tardígrados en los ciclos

Este es otro aspecto sobre el que aún el desconocimiento es destacable: son raros los estudios sobre la función de los tardígrados en los distintos hábitats donde aparecen. Su papel en los musgos parece ser el mismo que el de los nematodos (Steiner, 1994a). Sin embargo, se desconoce la función de los tardígrados en el ciclo del suelo (Ramazzotti, 1972). Su biomasa, respiración, consumo, desamiliación, asimilación y producción parecen tener valores de la misma magnitud que en rotíferos y nematodos (Davis, 1981).

2.5.6.- Asociación de los tardígrados con otros grupos animales

El conocimiento que se tiene sobre las complejas relaciones entre los organismos vivos es muy limitado, sobre todo en organismos cuyo tamaño dificulta aún más el estudio de este tema, como ocurre con los tardígrados.

Los tardígrados se alimentan succionando con el bulbo faríngeo el contenido de su alimento, después de haberlo perforado con los estiletes (Ramazzotti y Maucci, 1983). Hay algunas especies que se alimentan de algas, hojas de musgo y otras plantas, protozoos, bacterias, detritus orgánico, etc. Sin embargo, hay otras especies de tardígrados que son depredadoras y se alimentan de los fluidos corporales de pequeños metazoos como por ejemplo nematodos, rotíferos e, incluso, otros tardígrados (Pennak, 1978; Nelson y Schuster, 1981; McInnes, 1994) (Figura 2.5.1). También puede ocurrir al revés, es decir, que los tardígrados sean depredados por otros grupos como colémbolos, nematodos,



Figura 2.5.1: Ejemplar de *Macrobiotus richtersi* succionando a un nematodo. Barra = 0,05 mm.

ácaros, arañas y larvas de insecto (Ramazzotti y Maucci, 1983; Dastych, 1984a).

Todavía no se han identificado los alimentos específicos de los tardígrados marinos, aunque las diferencias, tanto en el aparato bucofaríngeo como en el color del intestino (que depende de lo que hayan ingerido), de las distintas especies sugieren distintas formas de alimentarse y diferentes preferencias alimenticias (Nelson, 1995). Los tardígrados dulceacuícolas se alimentan principalmente de algas, protozoos y detritus orgánico que se encuentran en los mismos medios que habitan los tardígrados.

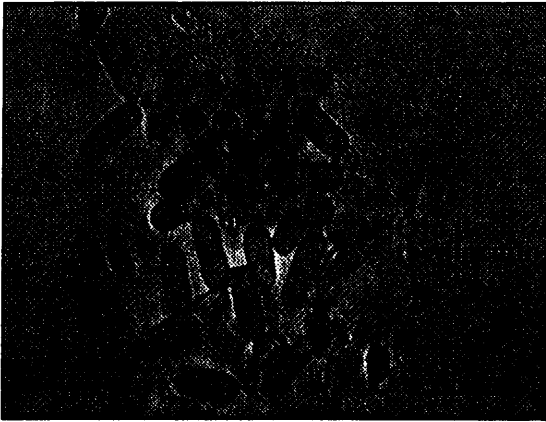


Figura 2.5.2: Interior de un ejemplar de *Milnesium tardigradum* parasitado. Barra = 0,01 mm.

Es frecuente encontrar, sobre todo en los tardígrados cultivados en el laboratorio, tardígrados parasitados. La invasión de parásitos puede ser tanto sobre la superficie del cuerpo como en el interior del mismo (Figura 2.5.2). Entre los parásitos que podemos encontrar sobre o dentro de los tardígrados están: esporoquistes de gregarias, dinoflagelados, amebas y hongos (Richters, 1902; Cuénot, 1932; Ramazzotti y Maucci, 1983; Dewel *et al.*, 1985).

2.5.7.- Movimiento en los tardígrados

La observación directa de los tardígrados en movimiento y su estudio son limitados. Sólo en los últimos años se han realizado estudios más meticulosos mediante grabaciones en vídeo. Estos estudios, en los que se han filmado las especies *Echiniscus testudo* (Heterotardigrada) y *Macrobiotus* sp. (Eutardigrada) sobre musgos, han mostrado que durante el movimiento utilizan el cuarto par de patas para impulsarse hacia delante (Greven y Schüttler, 2001) y que el movimiento de los tres primeros pares de patas es independiente entre ellos y respecto al movimiento del cuarto par de patas (Schüttler y Greven, 2001). En reposo, el cuarto par de patas les sirve para anclarse al sustrato (Marcus, 1929; Schüttler y Greven, 2001), mientras que con los otros tres pares de patas inspeccionan el entorno.

2.5.8.- Dispersión en los tardígrados

La criptobiosis juega, indiscutiblemente, un papel fundamental en la distribución de los tardígrados. Este fenómeno permite a los tardígrados una dispersión sencilla, como se verá más adelante, y la posibilidad de vivir en gran variedad de hábitats, incluso aquellos con una cantidad mínima de humedad (Nelson, 1995).

La dispersión de los tardígrados mediante su propio movimiento, está limitada por la necesidad que tienen de estar rodeados por una película de agua y por su pequeño tamaño (Nelson, 1991a). Los tardígrados dulceacuícolas, que probablemente no tengan capacidad de entrar en criptobiosis (Nelson, 1991a), puede que se dispersen por la cuenca de los ríos en épocas de fuertes tormentas o de inundaciones (Nelson y Marley, 2000).

La dispersión de los huevos, los quistes y otras formas de resistencia se produce, principalmente, por el viento, la lluvia, el deshielo de la nieve y por zoocoria (utilizando a otros animales de las comunidades donde se encuentran como por ejemplo, pájaros, serpientes, ácaros e insectos; Ramazzotti y Maucci, 1983).

2.5.9.- Criptobiosis en los tardígrados

Los tardígrados se encuentran activos siempre y cuando una película de agua rodee su cuerpo, es decir, son hidrófilos (Nelson, 1982). En momentos de sequía entran en un estado de criptobiosis –anhidrobiosis-, que es una de las características más llamativas de este grupo, y que comparten con otros grupos como, por ejemplo, nematodos y rotíferos (Kinchin, 1987).

El primer autor que estudió la criptobiosis en tardígrados fue Spallanzani (1769), quien además anotó la extraordinaria resistencia a condiciones extremas que este estado les confería. Crowe (1971) dividió a los organismos anhidrobióticos en dos grandes grupos (probablemente extensible a la criptobiosis en general; Wright *et al.*, 1992): aquellos con anhidrobiosis en los estados ontogenéticos tempranos (semillas de plantas, esporas de hongos y bacterias, huevos de crustáceos, etc.) y aquellos con anhidrobiosis en cualquier estado de su ciclo vital (protozoos ciliados, rotíferos belloideos y nematodos). En este último grupo se puede incluir a la criptobiosis de los tardígrados.

2.5.9.1.- Tipos de criptobiosis

Según Crowe (1975) hay cinco tipos de estados de latencia o criptobiosis según las condiciones que lo induzcan:

- 1) **Enquistamiento:** se desconocen los factores ambientales por los que se desencadena. Es el estado de latencia más común en los tardígrados acuáticos que viven en charcas o estanques permanentes. Antes del enquistamiento, el tardígrado almacena gran cantidad de alimento en las células de la cavidad corporal, expulsa el aparato bucofaríngeo, entra en estado *simplex* y el intestino se llena de material de desecho. El animal muda, pero se queda dentro de la vieja cutícula en un estado inmóvil y contraído (Nelson y Higgins, 1990). El quiste puede sobrevivir en la naturaleza más de un año sin reducir las reservas de alimento, aunque no puede soportar condiciones tan extremas como en anhidrobiosis (Nelson y Marley, 2000).
- 2) **Anoxibiosis:** también se conoce con el nombre de “estado de asfixia” y se induce mediante bajas concentraciones de oxígeno. El tardígrado se hincha por la pérdida del control osmótico, con la subsecuente absorción de agua. El organismo queda extendido, inmóvil y aparentemente muerto. En este estado puede sobrevivir cuatro o cinco días. Reviven al añadir oxígeno (Nelson y Higgins, 1990).
- 3) **Osmobiosis:** es un estado de criptobiosis provocado mediante elevadas presiones osmóticas, cuando se somete al animal a concentraciones anormales de sal. Permite a los tardígrados dulceacuícolas sobrevivir cortos períodos de tiempo en agua de mar (Nelson y Higgins, 1990).
- 4) **Criobiosis:** son las bajas temperaturas las que fuerzan este estado, permitiendo la supervivencia de los tardígrados tanto en congelación como en el deshielo. El animal contrae la cabeza, las patas y el cuerpo, adoptando la forma de tonel (*tun*) (Nelson y Higgins, 1990). Parece que los *ice nucleating agents* (INA), el glicerol y las trehalosas, juegan un papel muy importante, probablemente, como anticongelantes (Wright, 2001).
- 5) **Anhidrobiosis:** este estado se alcanza al evaporarse el agua de las muestras con tardígrados terrestres y semiacuáticos. Los animales vuelven a activarse cuando hay agua disponible. La supervivencia de los tardígrados que tienen esta capacidad de entrar en criptobiosis depende de la velocidad o progresión en la evaporación (Nelson y Higgins, 1990).

2.5.9.2.- *Proceso de anhidrobiosis en los tardígrados*

Para que se inicie el estado de anhidrobiosis, el tardígrado debe estar expuesto a condiciones de sequedad que provoquen la pérdida de agua, que pase de ser de un 85% del peso de su cuerpo a un 3%. Una desecación rápida provoca la muerte del tardígrado, pero si el organismo se seca lentamente (Crowe, 1971), puede revivir añadiéndole algo de agua. En el momento en que cesa el movimiento y se produce la contracción activa del animal (Crowe, 1971), éste toma el aspecto de un tonel (*tun*) lo que disminuye la tasa de evaporación y protege a los órganos internos de trastornos mecánicos (Crowe, 1975). La adopción de la forma de tonel se produce por la invaginación total de los segmentos cefálicos y las patas y la expulsión de lípidos (Wright, 1988a), lo que puede servir para reducir la transpiración o como protector antifúngico. Tomar la forma de tonel es un requisito vital para el éxito de la anhidrobiosis (Wright *et al.*, 1992). La cutícula de los tardígrados presenta diversas adaptaciones estructurales que facilitan la adopción de esta forma (Wright *et al.*, 1992). Por ejemplo, las regiones intersegmentales de la cutícula se reducen a la mitad, lo que favorece la flexibilidad. Durante esta fase, hay una disminución lineal de la transpiración a medida que el área superficial se reduce (Wright *et al.*, 1992), a diferencia de los animales moribundos que mantienen su transpiración casi constante. Cuando se completa la formación del tonel, la transpiración desciende bruscamente lo que implica una disminución de la permeabilidad de la cutícula (Crowe, 1972). Gracias a que queda cierta permeabilidad residual, el animal puede retener una fracción sustancial de agua libre (Wright *et al.*, 1992). Cuando se vuelve a humedecer la muestra, el tardígrado permanece unos minutos con forma de tonel antes de volver gradualmente a su forma original y recobrar el movimiento (Wright, 1989). Después de una hora de desecación la actividad se recupera entre 10 y 20 minutos después, y tarda de 1 a 2 horas cuando el organismo se mantiene mucho tiempo en estado de anhidrobiosis (Westh y Ramløv, 1991).

2.5.9.3.- *Fisiología de la anhidrobiosis en los tardígrados*

La pérdida del agua líquida, como consecuencia de la evaporación o de la vitrificación, promueve la formación de una matriz de carbohidratos. Estos carbohidratos parecen ser ubicuos dentro del criptobionte y tienen varias funciones (Wright, 2001): (1) como osmolitos compatibles durante la desecación, (2) como estabilizadores de la estructura cuaternaria de las proteínas y de la integridad de la bicapa lipídica cuando

decae la actividad del agua libre y (3) como superanticongelantes.

Ante una situación de desecación, las plantas tienden a sintetizar oligosacáridos como estaquínosa y rafínosa, mientras que semillas, esporas y metazoos dependen principalmente de disacáridos como la sacarosa, trehalosa y/o glicerol (Wright, 2001). Estos azúcares forman la matriz de carbohidratos que protege a los organismos durante la desecación. A nivel celular hay que diferenciar entre el agua libre de intercambio intra- o extracelular del agua *vicinal*, también conocida como agua frontera o agua *no congelable* (Wright *et al.*, 1992), que está íntimamente asociada a moléculas tales como los fosfolípidos de la membrana, las proteínas y los ácidos nucleicos, formando un componente macromolecular de estructura terciaria. Según la hipótesis de la “sustitución del agua” (Webb, 1965; Crowe, 1971), durante la desecación en el proceso de anhidrobiosis, hay sustitución del agua estructural de los compuestos celulares por compuestos “polihidroxi”. Uno de estos compuestos es el disacárido trehalosa (Westh y Ramlov, 1991), que protege la membrana y las proteínas (de hecho, evita su desnaturalización a altas temperaturas, desecación, variaciones de pH y baja/alta osmolaridad; Ramløvy Westh, 2001) y que, junto con el glicerol, ha demostrado ser uno de los mejores componentes protectores (Wright *et al.*, 1992). Parece que es el grupo hidroxilo del azúcar el que interactúa químicamente con los residuos polares de los componentes celulares (Crowe y Crowe, 2000). Además de la trehalosa, al comienzo de la anhidrobiosis se produce síntesis *de novo* de una proteína aún sin identificar, pero que pertenece a la familia de las *heat-shock proteins* (HSP) (Ramløvy Westh, 2001), que es una familia de proteínas que se sintetiza cuando hay estrés (aunque también hay una cierta síntesis en condiciones normales) y cuya función es minimizar los problemas que puedan surgir cuando otras proteínas no tienen conformaciones nativas. La síntesis de trehalosa continúa aún después de adquisición de la forma de tonel y del descenso en la permeabilidad de la cutícula, ya que existe una cierta cantidad de agua retenida que permite que la síntesis metabólica se mantenga (Wright *et al.*, 1992). ¿Qué sucede durante la criptobiosis?, prácticamente nada. El metabolismo, la principal característica de la vida, es casi imperceptible (Crowe, 1971; Nelson, 1995).

Al añadir agua, el tardígrado comienza a activarse. Durante el proceso de rehidratación los tardígrados presentan un rápido catabolismo aeróbico de la trehalosa, que se produce en los primeros 12 minutos, por la actividad de la trehalasa pH-dependiente (Wright *et al.*, 1992). La síntesis rápida de trehalosa y su catabolismo pueden ser deter-

minantes en cuanto a la tolerancia del tardígrado a la desecación. Los niveles de desecación que se requieren para alterar la cinética en la síntesis y degradación de trehalosa son muy modestos (Wright, 2001); por lo tanto, no parecen ser un obstáculo en el proceso de anhidrobiosis. Los sustratos metabólicos para la síntesis de trehalosa son, aparentemente, reservas de lípidos y glicógeno (Wright, 2001) y, por tanto, una acumulación de estos sustratos metabólicos antes de la desecación podrían propiciar el éxito en la anhidrobiosis. No sólo el agotamiento de estos sustratos metabólicos pueden limitar la longevidad de los anhidrobiontes, sino también el efecto sobre éstos de los hongos y de otros parásitos (Jönsson y Bertolani, 2001).

Parece que los organismos que tienen la capacidad de entrar en anhidrobiosis es frecuente que también sean criobiontes (Wright, 2001), lo que sugiere que entre los mecanismos bioquímicos de ambos procesos existen homologías. En realidad hay tres diferencias fundamentales entre anhidrobiosis y criobiosis (Wright, 2001):

- (1) en criobiosis adquirir la forma de tonel no es esencial, a diferencia de lo que ocurre en anhidrobiosis; de hecho, este cambio de forma en criobiosis sólo se ha observado cuando la congelación es lenta (Crowe, 1975),
- (2) la tolerancia a la tasa de congelación depende de la capacidad de inhibir la congelación intracelular, mientras que en anhidrobiosis se trata de evitar la desecación intracelular, y
- (3) parece que en criobiosis hay catálisis de *ice-nucleating agents* (INA), en lugar de la síntesis de trehalosa en anhidrobiosis, cuyo valor crioprotector es menor (Wright *et al.*, 1992).

Durante la congelación, el hielo extracelular puede que confiera soporte mecánico a los órganos, lo que sustituiría al cambio de forma necesario durante la anhidrobiosis (Wright *et al.*, 1992). Ambos procesos, anhidrobiosis y criobiosis, entrañan la misma clase de riesgos para los tardígrados: variación rápida de volumen, daño físico derivado de la ausencia de agua o del crecimiento de cristales de hielo en la célula y la desnaturalización de las proteínas por desecación o por la concentración de los electrolitos resultantes (Hochachka y Somero, 1984). En el caso de la congelación, además, puede haber cambio del potencial de membrana y del pH intracelular (Ramløv, 2000).

Hasta ahora se discute si los tardígrados durante la criobiosis sufren vitrificación citoplasmática o si la desecación por congelación y la consecuente disminución de la actividad del agua citoplasmática, hacen que el agua que queda no se congele (Wright,

2001). Los defensores de la vitrificación argumentan que los componentes macromoleculares esenciales del citoplasma se protegen al quedar suspendidos dentro de una matriz de elevada viscosidad (Franks, 1985), mientras que los defensores de la desecación por congelación sostienen que en la congelación también hay una acumulación de trehalosa cuya protección celular se explica por la hipótesis de sustitución del agua (Wright, 2001). Para Crowe *et al.* (1998) no son posturas excluyentes.

2.5.9.4.- Supervivencia de los tardígrados criptobiontes

El límite de supervivencia de los tardígrados en estado de criptobiosis no está claro. Existe una cita que cifra en 120 años los que puede estar un tardígrado en anhidrobiosis y revivir al añadir agua al medio, pero existen dudas de que en realidad reviviera tras ese período de tiempo (Jönsson y Bertolani, 2001). Las estimas que se han hecho sobre la duración de un ciclo vital completo, para rotíferos, tardígrados y nematodos, incluyendo períodos de criptobiosis, están entre los 7 y los 10 años (Crowe, 1971).

La supervivencia entre las distintas especies de tardígrados con capacidad de entrar en criptobiosis no es uniforme. Jonsson, Borsari y Rebecchi (2001) descubrieron que existen diferencias significativas entre la supervivencia de las especies *Ramazzottius oberhauseri* y *Richtersius coronifer*, pero no entre las poblaciones de una misma especie. Parece que estas diferencias entre especies pueden representar adaptaciones a las condiciones específicas de un hábitat (Wright, 1991). Un aumento en el tamaño corporal, una reducción en el tamaño de las células de almacenaje (Jönsson, 2001) y el hecho de que los oocitos estén en un avanzado estado de vitelogénesis (Wright, 2001) disminuyen la supervivencia de los tardígrados que entran en criptobiosis. Parece que se trata, en definitiva, de tener suficiente energía de reserva que poder movilizar. Un factor muy importante en la supervivencia de los criptobiontes es la oxidación de los radicales libres, sobre todo a altas temperaturas. Los radicales superóxidos, en particular, son oxidantes muy potentes que pueden ser muy destructivos en los criptobiontes, ya que la actividad de la enzima superóxido dismutasa está reducida (Wright, 2001). Por lo tanto, las condiciones óptimas para la supervivencia de los criptobiontes son aquellas con bajas temperaturas, bajo contenido de agua y bajas concentraciones de oxígeno (Wright, 2001).

2.5.9.5.- Función de la criptobiosis en el phylum Tardigrada

La criptobiosis, además de prolongar la vida del tardígrado, juega un papel fundamental en la dispersión y la distribución de los tardígrados por el Mundo (Nelson, 1995).

Uno de los efectos de los períodos de anhidrobiosis es su impacto sobre el tiempo que duran las generaciones, de forma que los estados de anhidrobiosis durante el ciclo vital podrían tener consecuencias significativas sobre la evolución de estos organismos, lo que conferiría a este carácter el grado de adaptación evolutiva y su evolución se produciría como consecuencia de la selección natural (Jönsson, 2001). El aumento de la longevidad en los tardígrados criptobiontes tendría impacto en la deriva y la selección a lo largo del tiempo, pero también es posible que facilitase el flujo genético por la dispersión local entre poblaciones adyacentes (Wright, 2001).

Aceptando que el antecesor de los tardígrados provenía del mar, los primeros tardígrados que pudieron adquirir la capacidad de entrar en criptobiosis serían aquellos que se encontraban en el litoral marino, que sufrían períodos de sequía temporales. En este tipo de hábitats se encuentran actualmente las especies marinas *Echiniscoides sigismundi* y *Archechiniscus marci* que toleran períodos cortos de sequía (Jönsson, 2001).

Además de una protección contra la desecación y la congelación en estado natural, la anhidrobiosis les permite resistir condiciones extremas no naturales, como las inducidas experimentalmente (Jönsson y Bertolani, 2001), probablemente consecuencia de la ausencia de metabolismo y de la fase acuosa (Wright *et al.*, 1992), que les matarían si no estuvieran en estado de criptobiosis (Ramløv y Westh, 2001). En este estado son capaces de soportar temperaturas que van desde los 150°C a casi el cero absoluto, son resistentes al CO₂ y al H₂S (Crowe, 1971), altos niveles de vacío, radiaciones de rayos X y rayos ultravioletas hasta 1.140 veces la dosis letal para el ser humano (LD₅₀ = 500 roentgens, para los tardígrados 570.000 roentgens; May, Maria y Guimard, 1964), y presiones hasta 6 veces la presión que hay a 10.000 metros de profundidad (es decir, hasta 600 MPa), también soportan su mantenimiento a estas altas presiones y a su descompresión a altas velocidades (a 30 MPa no hay ni proliferación ni metabolismo, y a 300 MPa la mayoría de las bacterias y de los organismos multicelulares mueren; Nelson, 1995; Seki y Toyoshima, 1998). También son capaces de soportar alcoholes de distintas polaridades, de hecho hay una correlación negativa entre la polaridad del alcohol a la que se somete el tardígrado y la supervivencia de éste (Ramløv y Westh, 2001).

2.5.9.6.- *Criptobiosis y Biomedicina*

El animal cesa de envejecer durante la criptobiosis, por lo que el descubrimiento de los mecanismos involucrados en este fenómeno pueden proporcionar indicios sobre el proceso de envejecimiento en otros organismos, incluido el hombre (Nelson, 1995).

La criopreservación de células es muy importante para el desarrollo de herramientas terapéuticas en la medicina clínica (Eroglu *et al.*, 2000), la industria y la agricultura (Crowe y Crowe, 2000). Hasta ahora se habían utilizado sustancias crioprotectoras como dimetil sulfóxido $[(CH_3)_2SO]$, glicerol y etilén glicol. Sin embargo, se han descubierto azúcares carbohidratados pequeños, como la trehalosa, la sacarosa y la maltosa, que tienen la capacidad de estabilizar y preservar proteínas, virus, bacterias y otros organismos (Eroglu *et al.*, 2000). El principal problema a este respecto es cómo introducir la trehalosa en las células de mamíferos y, más en concreto, de humanos, para almacenarlas congeladas o desecadas (Crowe y Crowe, 2000; Eroglu *et al.*, 2000). Actualmente se está tratando de resolver este punto utilizando, mediante ingeniería genética, bacterias y virus que introduzcan la trehalosa en la célula (Eroglu *et al.*, 2000; Guo *et al.*, 2000). La principal ventaja de la trehalosa es que al sustituir la capa de agua, que hay alrededor de las macromoléculas, previene el posible daño durante la desecación (Guo *et al.*, 2000), ya que aumenta la viscosidad citosólica y disminuye el crecimiento de cristales de hielo intracelular, que resultarían letales (Crowe y Crowe, 2000). Respecto a los lípidos de las membranas, la trehalosa puede disminuir la fase de temperatura de transición de las membranas de manera que permanezcan en el estado de líquido-cristal durante la desecación, lo que estabiliza la membrana (Crowe y Crowe, 2000). En cuanto a las proteínas, la trehalosa inhibe la desnaturalización (Crowe y Crowe, 2000), al sustituir el agua de la superficie de la proteína. También inhibe la agregación de proteínas y preserva su estructura, probablemente reemplazando las moléculas de agua que mantienen el correcto plegamiento de las proteínas (Guo *et al.*, 2000). El estudio de la aplicación de la trehalosa se basa en investigaciones básicas sobre la criptobiosis de organismos tales como las levaduras o los tardígrados, en una inesperada aplicación biotecnológica (Crowe y Crowe, 2000).

2.6.- RECOLECCIÓN. MÉTODOS DE MONTAJE. CULTIVO

En este apartado se van a exponer brevemente algunos de los métodos de recolección, de montaje y de cultivo que se utilizan para obtener y estudiar los tardígrados. Estos métodos dependen del medio que se esté estudiando (marino, dulceacuícola, muscícola, hojarasca, edáfico, etc.), ya que parte de la biología de los tardígrados varía de unos medios a otros. Sea cual sea el método de recolección y obtención de los tardígrados, éstos han de ser fijados y se deben elaborar preparaciones permanentes, ya que para identificarlos es necesario su observación mediante el microscopio óptico, con el objetivo de inmersión y con contraste de fase.

2.6.1.- Recolección

En general, sin importar el medio del que procedan las muestras, hay que mantenerlas en agua durante un período de tiempo determinado, para activar a los tardígrados que puedan estar en criptobiosis. Después, hay que recogerlos con un tamiz de luz de malla conocida y suficientemente pequeña como para retener tanto a los tardígrados como a sus huevos (la luz de malla debe estar entre 50 μ m y 1,2 mm; Nelson, 1982), y, finalmente, hay que estudiar el material recogido en el tamiz, utilizando una lupa binocular para separar los tardígrados y sus huevos.

2.6.1.1.- *Tardígrados marinos*

Los tardígrados marinos no son nadadores y necesitan algún tipo de sustrato sobre el que mantenerse; por ello habitan el fondo, el litoral marino u otras superficies sobre las que puedan engancharse (algas, otros invertebrados, etc). El método de recolección de este tipo de tardígrados es el mismo que el utilizado para otros animales bentónicos (Ramazzotti y Maucci, 1983). Se arrastran por el fondo dragas con mallas muy finas donde quedan atrapados los tardígrados de la superficie del fondo y los macrófitos, algas, musgos sumergidos, etc. (Lincoln y Sheals, 1979). Para recoger los tardígrados de las muestras marinas hay que someterlos a un shock con agua dulce que permite separar fácilmente los animales de los sustratos a los que se agarran (Møbjerg y Dahl, 1996). Después hay que lavar y tamizar el material, para separar los tardígrados mediante flotación (Lincoln y Sheals, 1979). Es aconsejable estudiar el material fresco, pues esto facilita la identificación de los animales (Ramazzotti y Maucci, 1983).

2.6.1.2.- *Tardígrados dulceacuícolas intersticiales*

Los tardígrados de la fauna intersticial se extraen del agua freática, así que cualquier método utilizado para estudiar la meiofauna intersticial, sirve para los tardígrados: método de Bou-Rouch, (Bou y Rough, 1967), método de Karaman-Chappuis (Karaman, 1935; Chappuis, 1942) y otros (más información sobre la metodología en la revisión de Pospisil, 1992). Estos métodos consisten, a grandes rasgos, en excavar un agujero cerca de una masa de agua (río, lago, arroyo, etc.) y extraer una determinada cantidad de agua, que después hay que tamizar y estudiar (Ramazzotti y Maucci, 1983). Esto tiene dos desventajas: (1) tiene un efecto selectivo sobre los tardígrados recolectados, ya que es más fácil arrastrar a los individuos juveniles a través de los granos de arena que a los de mayor tamaño, y (2) para asegurarse un muestreo representativo hay que tomar mucha cantidad de agua, con el enorme esfuerzo que ello implica, tanto en la recolección del material, como en su estudio (Ramazzotti y Maucci, 1983). Al igual que en la observación de los tardígrados marinos es aconsejable identificar el material fresco porque es más sencillo (Ramazzotti y Maucci, 1983).

2.6.1.3.- *Tardígrados muscícolas*

La recolección de musgos, líquenes, hepáticas, herbáceas, etc., donde pueden encontrarse tardígrados, consiste en separarlos de su sustrato e introducirlos en un sobre de papel o similar, para evitar la humedad, de forma que pueda quedar almacenado el tiempo necesario (Ramazzotti y Maucci, 1983). No es aconsejable el uso de bolsas de plástico, ya que cualquier rastro de humedad favorecerá la aparición de hongos y/o la putrefacción de la muestra. Si el material recolectado está muy húmedo y no se va a examinar en breve, hay que secarlo (mediante una estufa o con papel secante) y una vez seco se almacena en sobres de papel hasta su estudio (Ramazzotti y Maucci, 1983). Para la obtención de los tardígrados se pone la muestra, fresca del campo o previamente secada, en un recipiente con agua durante varias horas para revertir la anhidrobiosis. La muestra se lava con agua del grifo y se escurre para recoger los animales, los huevos y los quistes en un tamiz de luz de malla conocida y suficientemente pequeña (Kinchin, 1987; Nelson, 1991a).

Para el estudio de musgos, y otros medios, localizados en zonas con agua constante (arroyos, surgencias, etc.), se guarda el material en una botella o en un tubo, con agua del lugar donde se ha recolectado. Este material se debe examinar lo antes posible, ya

que los tardígrados de estos medios están desprovistos de la capacidad de entrar en criptobiosis. En caso de que su estudio no pueda ser inmediato, se lava y escurre el material al máximo (se debe vigilar, mediante la observación con lupa, que no queden tardígrados en el material) y se fija con formalina neutralizada o con Bouin diluido (Ramazzotti y Maucci, 1983).

2.6.1.4.- *Tardígrados edáficos y de hojarasca*

Las muestras de suelo se pueden recoger con un tubo metálico (u otra estructura) de material resistente y de bordes afilados, para clavarlo en el suelo (Ramazzotti y Maucci, 1983). El cilindro de arena contenido en el tubo se saca con una varilla. Puesto que el tubo metálico tiene dimensiones conocidas se pueden realizar estudios cuantitativos. Como en los otros casos, es mejor estudiar el material lo antes posible, pero si no va a hacerse de inmediato, se guarda en bolsas de papel. Hallas y Yeates (1972) modificaron las técnicas de extracción de nematodos del suelo, mediante centrifugación en agua con sacarosa, para recolectar los tardígrados edáficos.

La recolección de hojarasca de los estratos más superficiales donde pueden encontrarse los tardígrados, hasta los 5-10 cm (Ramazzotti y Maucci, 1983), no requiere ninguna precaución especial. Al igual que en otros casos, la muestra ha de mantenerse seca para evitar que se pudra y/o crezcan hongos. Como en el caso del suelo, para el estudio de los tardígrados que están en hojarasca, se pone la muestra en un recipiente con agua durante unas horas y se tamiza con una luz de malla lo suficientemente pequeña como para recoger los tardígrados y sus huevos (Ramazzotti y Maucci, 1983; Nelson, 1991a).

2.6.2.- *Coloración*

Los distintos colorantes que se utilizan con los tardígrados varían según los objetivos y las estructuras que se quieran estudiar.

El rojo neutro se utiliza como colorante vital (Ramazzotti y Maucci, 1983). El azul de metilo produce coloración no selectiva de los músculos y de las fibras nerviosas. Éste se debe usar en soluciones muy diluidas y con cuidado, ya que es un producto venenoso para los tardígrados (Ramazzotti y Maucci, 1983). El carmín acético se usa para la coloración *in toto*; su efecto se debe seguir al microscopio para evitar una coloración muy intensa, y puede usarse sin haber fijado previamente al animal o al huevo; tiene el inconveniente de que destruye gran parte de los estiletes y las piezas duras (Ramazzotti y

Maucci, 1983). El método de Del Rio Hortega, según la técnica usada por May (1948), tiñe selectivamente de marrón a amarillo los órganos y las células, particularmente las fibras nerviosas. La hematoxilina férrica se utiliza como colorante postvital para la observación de las gónadas (Rodríguez Roda, 1952).

6.3.- Fijación

La fijación de los tardígrados acuáticos y terrestres se puede hacer con formalina, a una concentración del 5-10% (Lincoln y Sheals, 1979). La formalina no es el fijador ideal, pero es mejor que, por ejemplo, el alcohol, por no dejar transparentes a los ejemplares. Se debe neutralizar con carbonato de magnesio para evitar que se deshagan las piezas calcáreas (Ramazzotti y Maucci, 1983). Si se va a realizar preparaciones con líquido de Hoyer, no es recomendable fijar con formalina (Nelson, 1991a). El líquido de Bouin diluido también se puede utilizar como fijador y como conservante de tardígrados (Puglia, 1959).

Los mejores fijadores para realizar estudios histológicos son el ácido ósmico y el ácido acético al 2% (Ramazzotti y Maucci, 1983). Un desarrollo pormenorizado de la preparación de los tardígrados para este tipo de estudios está detallado en Dewel y Dewel (1996).

Los tardígrados recolectados en musgos, líquenes, hepáticas, etc. se pueden fijar con alcohol 70-80% (Lincoln y Sheals, 1979), con agua hirviendo en pequeñas cantidades (Nelson, 1982; Nelson, 1991a) o con líquido de Carnoy (metanol de 96° y ácido acético puro, en una proporción de 3:1; Bertolani, Rebecchi y Beccaccioli, 1990), que también sirve como conservante (Bertolani y Guidetti, com. pers.). Los tardígrados recolectados de grandes volúmenes de agua se conservan mejor en formalina tamponada (5-10%) o en glutalaldehído (Nelson y Schuster, 1981).

2.6.4.- Preparaciones permanentes

Los dos métodos más extendidos para hacer preparaciones permanentes con tardígrados son: con líquido de Faure (50 cc de agua destilada, 50 g de hidrato de cloral, 20 cc de glicerina y 30 g de goma arábiga) o con polivinil lactofenol. Las preparaciones realizadas con el líquido de Faure, y posteriormente selladas, se conservan perfectamente durante mucho tiempo, al menos varias decenas de años (Ramazzotti y Maucci, 1983), aunque pueden aparecer cristalizaciones que dañan las preparaciones. El líquido de

Faure conserva bien las preparaciones teñidas previamente con carmín acético (Ramazzotti y Maucci, 1983). El polivinil lactofenol permite una mejor extensión de los animales y conserva mejor las estructuras cuticulares de Eutardigrada respecto a los resultados obtenidos con el líquido de Faure (Ramazzotti y Maucci, 1983). Sin embargo, con este producto pueden aparecer espacios con aire que dañan al tardígrado, pero a diferencia con el líquido de Faure, donde también pueden aparecer espacios con aire, los daños son irreversibles (Ramazzotti y Maucci, 1983). El polivinil lactofenol también requiere que la preparación sea sellada para su conservación.

El medio de Hoyer (50 cc de agua destilada, 30 g de goma arábiga cruda, 150 g de hidrato de cloral, 20 g de glicerina, 1 g de yoduro de potasio, 2 g de yodo; Nelson y Schuster, 1981) deja a los especímenes transparentes y extendidos, pero la preparación se debe sellar para asegurarse de que sea permanente (Nelson y Schuster, 1981; Nelson, 1991a).

Los tardígrados que se vayan a estudiar con el microscopio electrónico de barrido (SEM) se deshidratan sometiendo a concentraciones crecientes de alcohol hasta mantenerlos en alcohol absoluto, se transfieren a un líquido intermedio, como el acetato de amilo, y se secan por el método del punto crítico (Grigarick *et al.*, 1975). Los individuos se montan en los stubs para SEM y se les da un baño de oro u oro-paladio (Nelson, 1991a).

También podría considerarse una preparación permanente la extracción y purificación del ADN de los ejemplares seleccionados. El desarrollo de metodología para la obtención y estudio del material genético es muy reciente. Algunos de los protocolos para la preparación del material se encuentran en Garagna *et al.* (1996), Giribet *et al.* (1996) y Garey *et al.* (1999), pero generalmente se parte de especímenes vivos, congelados o mantenidos en alcohol.

2.6.5.- Cultivo

Desde las primeras tentativas, registradas en 1914 (von Wenck, 1914), hasta nuestros días, sólo se han desarrollado técnicas de cultivo para eutardígrados. No hay publicaciones o registro de experimentos de cultivo de heterotardígrados (Altiero, 2001). Este cultivo no se puede llevar a cabo en su medio natural, ya que es imposible realizar el seguimiento de animales tan pequeños en el mismo (musgos, suelo, líquenes, etc.), mientras que la cría en medio artificial presenta numerosas dificultades (Nelson, 1982; Ramazzotti y Maucci, 1983).

El principal requisito previo al cultivo de tardígrados es conocer la alimentación de la especie con la que se quiere trabajar. Sayre (1969) desarrolló un método para cultivar tardígrados depredadores. Este método consiste en cultivar primero nematodos, que luego van a alimentar a los tardígrados. Los nematodos se cultivan en placas Petri a las que se añade a vena precocinada y húmeda, con algunos granos de levadura seca. El soporte físico para los nematodos, se obtiene autoclavando *Sphagnum* molido y lavado con agua desmineralizada. Se trata de ir añadiendo nematodos a medida que los tardígrados se los comen. El método de Sayre se desarrolló para tardígrados del género *Isohypsibius*, alimentados con nematodos de la especie *Panagrellus redivivus*. Este método puede adaptarse para otras especies de tardígrados, variando el alimento, según sean bacteriófagos, carnívoros o herbívoro, y añadiendo un papel de filtro humedecido para evitar la desecación (Altiero y Rebecchi, 2001). Altiero (2001) desarrolló un protocolo para el cultivo de una especie carnívora, *Macrobiotus richtersi*, y una especie herbívora, *Diphascon (Adropion) scoticum*. Utilizó como sustrato agar (en las placas con la especie carnívora) y algas (en las placas con la especie herbívora), a los que añadió agua mineral embotellada, un papel de filtro húmedo, y los mantuvo a una temperatura entre 14 y 20 °C, con un fotoperíodo controlado de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad. A los ejemplares de la especie carnívora los alimentó con nematodos de las especies *Pristionchus iheritieri*, *Panagrolaimus rigidus* o *Caenorhabditis elegans*, que había criado aparte, y a los individuos de la especie herbívora los alimentó con algas de la especie *Scenedesmus acutus*, también cultivada aparte.

El cultivo de tardígrados ha supuesto y supone un gran avance en el estudio de su biología. Las razones por las que se han cultivado estos organismos son muy variadas, incluyendo estudios del ciclo vital (Marcus, 1929; Kristensen, 1982), sobre el desarrollo embrionario (Dougherty, 1964), sobre el enquistamiento, citológicos y cariológicos (Bertolani y Buonagurelli, 1975; Altiero, 2001), sobre la formación de la cutícula (Crowe *et al.*, 1971), etc.

2.7.- HISTORIA DEL ESTUDIO DE LOS TARDÍGRADOS

2.7.1.- Pasado del estudio de los tardígrados

El primer documento que se tiene sobre la observación de un tardígrado procede del naturalista y cura alemán J. A. E. Goeze (1773), que describió un organismo al que denominó *kleiner wasser bär* (*little water bear*, “osito de agua”). En 1774, Bonaventure

Corti, un abad italiano, profesor de física, se refirió a los tardígrados, que encontró entre los sedimentos de un canal, como *brucolini* (*little caterpillars*, “oruguitas”) e hizo alusión a su capacidad de revivir después de someterlos a desecación. J. C. Eichorn (1775) publicó sus observaciones acerca de un *wasser bär* que encontró en un alga dulceacuícola. En 1776, otro abad italiano, profesor de historia natural, Lazzaro Spallanzani (1776), denominó a estos organismos *il tardigrado*, que significa “el de paso lento”, por su gateo lento, que recordaba al de pequeñas tortugas. Spallanzani también investigó el fenómeno de la anhidrobiosis, a la que se refirió como “resurrección después de la muerte”.

El primer intento de incluir a los tardígrados en el sistema zoológico lo llevó a cabo Otto Frederick Müller (1785) que corrigió la descripción de Spallanzani, que atribuía erróneamente seis patas a los tardígrados y no ocho; utilizó este carácter para incluirlos en la subclase Acari. A raíz de esta redesccripción se asignó el primer nombre binomial a un tardígrado, *Acarus ursellus*, que se incluyó en el *Sistema Naturae* de Linnaeus. Schrank (1803) incorporó dentro de los insectos ápteros a un nuevo tardígrado, *Arctiscon tardigradum*, por poseer un par de antenas y tener cada pata provista de dos uñas. Dutrochet (1812), físico y botánico francés, precursor de la teoría celular, también los ubicó dentro de los insectos, aunque años después (Dutrochet, 1837) los consideró estadios larvarios de ácaros. La posición de los tardígrados en los años siguientes fue variable según los distintos especialistas. Nitzsch (1820) los consideró ácaros o larvas ciclops de la subclase Copepoda. Blainville (1826), un naturalista y profesor francés, los definió como larvas de coleóptero. Veintiseis años después, durante un congreso en Berlín, el explorador y naturalista C. G. Ehrenberg (1848) describió un tardígrado que clasificó como copépodo, al que llamó *Trionychicum ursinum* (aún hoy en día no se ha identificado a qué especie se refería). La mejor descripción, incluidas las ilustraciones, de un tardígrado la realiza un anatomista y biólogo alemán, Carl August Sigismund Schultze, en 1835. Schultze describió a *Macrobiotus hufelandi*, una especie reconocible cuyo nombre es válido actualmente. Según Schultze *Macrobiotus* pertenecía al orden Isopoda. También en 1834, Perty creó el grupo Xenomorphidae localizado entre la subclase Copepoda y el *phylum* Annelida, donde incluyó a los tardígrados (considerándolos componentes de una familia de crustáceos). Seis años después de que Schultze describiese a *Macrobiotus hufelandi*, Doyère (1840) describe las características de un huevo asignable a dicha especie. En ese mismo año y simultáneamente, Schultze y Doyère describen el primer género de Heterotardigrada, al que Schultze denominó *Echiniscus* y Doyère

Emydium (por prioridad cronológica prevaleció el nombre asignado por Schultze).

El trabajo *Mémoires sur les Tardigrades* de Doyère (1840) se considera la primera pieza clave en la investigación del grupo: fue en este trabajo en el que se asignó al grupo el nombre de **Tardigrada**. Este hecho introduce a Tardigrada en la sistemática, aunque, mucho antes, Brisson (1762) ya había utilizado este nombre para un grupo de fósiles de osos perezosos (*Xenarthra*, Tardigrada). Delsuc *et al.* (2001) propusieron recientemente otro nombre para estos fósiles: Folivora en lugar de Tardigrada. Tanto Doyère como F. Dujardin, protistólogo, ubicaron al grupo Tardigrada junto a Rotifera en un nuevo taxón, Systolidae, en el que los tardígrados serían la transición hacia el *phylum* Annelida y el *phylum* Rotifera hacia el *phylum* Nematoda. Doyère (1840) distingue tres géneros y siete especies, aún válidos en la actualidad, dentro del grupo Tardigrada (Ramazzotti y Maucci, 1982): (1) *Macrobiotus* en el que incluye a *Macrobiotus hufelandi*, a la nueva especie *Macrobiotus oberhaeuser* (hoy en día *Ramazzottius oberhaeuseri*) y a la especie *Macrobiotus dujardin* (hoy en día *Hypsibius dujardini*), (2) *Emydium* (ahora *Echiniscus*), compuesto por *Echiniscus testudo* y dos nuevas especies, *Echiniscus granulatum* y *Echiniscus spinulosum*, y (3) el nuevo género *Milnesium*, dedicado al profesor de zoología del Museo de París Henry Milne-Edwards, formado por la especie *Milnesium tardigradum*. El ya mencionado Ehrenberg describió nuevas especies de los Alpes y del Himalaya (Ehrenberg, 1848, 1853 y 1859): *Echiniscus arctomys*, *Echiniscus suillus* (ahora *Pseudechiniscus suillus*), *Echiniscus victor* (actualmente *Pseudechiniscus victor*) y *Macrobiotus furcatus* (hoy en día *Minibiotus furcatus*); y creó un nuevo género, *Hypsibius*, para la especie *Hypsibius oberhaeuseri* (hoy en día *Ramazzottius oberhaeuseri*). En 1851, Dujardin describió el primer tardígrado dulceacuícola, *Macrobiotus macronyx* (*Dactylobiotus macronyx* en la actualidad), y la primera especie marina, que denominó *Lydella* sp., sin concretar la especie.

En las décadas siguientes, hasta el final del siglo XIX se descubrieron nuevas especies (por ejemplo, *Macrobiotus intermedius*, *Macrobiotus tuberculatus*, actualmente *Isohypsibius tuberculatus*, y *Echiniscus spitsbergensis*) y hubo varios intentos de organizar la clasificación de los tardígrados dentro del sistema zoológico (Ramazzotti y Maucci, 1982). Voigt (1843) creó un orden dentro de la subclase Infusoria para ubicar a los tardígrados. Kaufman (1851) situó a los tardígrados dentro de la clase Araneae, y los consideró una transición desde el *phylum* Annelida hacia la clase Pycnogonida y la subclase Acari. Haeckel (1889) clasificó a Tardigrada junto a Pycnogonida y entre

Pseudarachnida, aunque después (1896) los consideró Annelida. Para Plate (1889) los tardígrados eran las formas más inferiores dentro del *subphylum* Tracheata (*phylum* Arthropoda), por lo tanto, inferiores al *phylum* Onychophora, mientras que Von Kennel (1891) los consideró una regresión a los Tracheata, al compararlos con las larvas del orden Diptera.

La segunda monografía de Tardigrada apareció en 1889 (Plate, 1889) y se centró en la anatomía y la sistemática de los tardígrados. Plate no reconoció como válido el género *Hypsibius* y consideró siete géneros: *Echiniscus* (con 14 especies, dos de ellas dudosas), *Echiniscoides* (con una sola especie), *Lydella* (compuesto por una especie), *Macrobiotus* (con siete especies), *Milnesium* (con dos especies) y dos géneros nuevos, *Doyeria* (con una especie, que actualmente es considerada un estado simplex de *Macrobiotus*) y *Diphascon* (con una especie). Dieciséis de estas veintisiete especies (*Echiniscus testudo*, *Echiniscus granulatus*, *Echiniscus spinulosus*, *Echiniscus arctomys*, *Echiniscus filamentosus*, *Echiniscus spitsbergensis*, *Pseudechiniscus suillus*, *Pseudechiniscus victor*, *Echiniscoides sigismundi*, *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus intermedius*, *Macrobiotus macronyx*, *Ramazzottius oberhaeuseri*, *Isohypsibius tuberculatus*, *Milnesium tardigradum* y *Diphascon chilense*) se han mantenido como taxones válidos hasta la actualidad.

La primera década del siglo XX estuvo marcada por un enorme progreso en la taxonomía del grupo Tardigrada, producto de: el esfuerzo realizado por dos especialistas, F. Richters y J. Murray, y la ampliación geográfica de la zonas de estudio sobre las que estos dos investigadores trabajaron (Ramazzotti y Maucci, 1982). El zoólogo alemán F. Richters describió numerosas especies de Alemania, los Cárpatos, la Antártida, Australia, distintas islas del océano Pacífico y zonas de América del Sur. Entre 1900 y 1906 describió 12 especies, aún válidas, del género *Echiniscus* (incluidas *Echiniscus blumi* y *Echiniscus merokensis*), 4 especies de *Pseudechiniscus*, una especie de *Mopsechiniscus* (*Mopsechiniscus imberbis*), 17 especies de *Macrobiotus* y 7 especies de otros géneros, además de describir dos géneros marinos nuevos: *Halechiniscus* (1908) y *Batillipes* (1909). Paralelamente, entre 1905 y 1913, J. Murray publicó 18 artículos con descripciones de nuevos tardígrados de Escocia, la región Ártica, el sur de África y América del Sur. De las especies descritas por Murray aún son válidas 15 de *Echiniscus*, 2 de *Pseudechiniscus*, 21 de *Macrobiotus*, 7 de *Isohypsibius*, 2 de *Hypsibius*, 4 de *Diphascon* y un género nuevo, *Oreella*. En 1910, Murray publicó una monografía sobre

la anatomía y fisiología del grupo, en la que clarificó su organización. Un año después, en 1911, también Murray describió el género *Pseudechiniscus* separándolo de *Echiniscus*. Las publicaciones se redujeron hasta 1926, cuando se describieron dos nuevos géneros: *Parechiniscus* (Cuénot, 1932) y *Bathyechiniscus* (Steiner, 1926). Unos años después, en 1928, el sueco Thulin revisó todos los géneros terrestres descritos hasta ese momento, estableciendo varios géneros nuevos: uno de Heterotardigrada, *Bryodelphax*, y tres de Eutardigrada, *Calohypsibius*, *Isohypsibius* y *Microhypsibius*, y describió 16 especies nuevas, la mayoría aún consideradas especies válidas.

La siguiente gran monografía del grupo la escribió Ernst Marcus (1929). En este trabajo compiló 188 publicaciones y realizó una cuidadosa síntesis de la información anatómica, fisiológica y taxonómica de Tardigrada; además, concluyó que los tardígrados eran una clase del *phylum* Arthropoda y los ubicó entre el *subphylum* Protracheata y el *subphylum* Eutracheata. Propuso la siguiente clasificación dentro de Tardigrada:

<u>Orden</u>	<u>Subórdenes</u>	<u>Géneros</u>	<u>Número de especies</u>
Heterotardigrada	Arthrotardigrada	<i>Batillipes</i>	1
		<i>Bathyechiniscus</i>	1
		<i>Tetrakentron</i>	1
		<i>Halechiniscus</i>	1
	Echiniscoidea	<i>Oreella</i>	2
		<i>Echiniscoides</i>	1
		<i>Parechiniscus</i>	1
		<i>Echiniscus</i>	103
		(con dos subgéneros, <i>Bryodelphax</i> e <i>Hypechiniscus</i>)	
<u>Orden</u>	<u>Familias</u>	<u>Géneros</u>	<u>Número de especies</u>
Eutardigrada	Arctiscidae	<i>Milnesium</i>	2
	Macrobotidae	<i>Macrobiotus</i>	147 (57 dudosas)
		<i>Hypsibius</i>	78 (24 dudosas)

Poco después se publicó otra monografía sobre los tardígrados franceses (Cuénot, 1932). Se trata de un trabajo fundamentalmente taxonómico, pero con un prefacio que contiene una revisión de información general. Cuénot también consideró a Tardigrada como una clase del *phylum* Arthropoda, y la ubicó entre los Pararthropoda y los Proarthropoda a cuáticos, particularmente cercanos al *phylum* Onychophora. Cuénot se

encargó de esclarecer las especies que Marcus (1929) había determinado como dudosas y estableció numerosas sinonimias, reduciendo las 247 especies encontradas por Marcus a 139: 47 especies descritas para Francia y 92 para el resto de Europa. Además trató el problema del grupo *Echiniscus blumi – canadensis*, que atañe a una cuestión evolutiva más básica, el proceso de especiación dentro del grupo Tardigrada. Cuénnot propuso la siguiente clasificación, en la que dividía en dos órdenes la entonces clase Tardigrada:

<u>Órdenes</u>		<u>Géneros</u>
Echinisci	Géneros no armados (marinos)	<i>Batillipes</i> <i>Tetrakentron</i> <i>Halechiniscus</i> <i>Microlyda</i> <i>Echiniscoides</i>
	Géneros no armados (de musgo)	<i>Oreella</i> <i>Parechiniscus</i>
	Géneros armados	<i>Bryodelphax</i> <i>Pseudechiniscus</i> <i>Echiniscus</i>
Macrobioti		<i>Milnesium</i> <i>Macrobiotus</i> <i>Hypsibius</i> <i>Diphascon</i>

Desde 1934 hasta 1963, el checoslovaco E. Bartos describió 24 especies nuevas de la antigua Checoslovaquia, Polonia, antigua URSS, Rumanía, Suiza y Extremo Oriente, apuntó datos sobre la variabilidad intraespecífica de *Calohypsibius ornatus* (Bartoš, 1940) y sobre la ecología de Tardigrada (Bartos, 1941). En 1935 se descubrió un nuevo género marino con el hallazgo de la especie *Actinarctus doryphoribus* (Schulz, 1935).

En 1936, Marcus publicó su segunda monografía del grupo, que trató temas como la morfología, anatomía y fisiología de los tardígrados, así como las relaciones del grupo con otros taxones invertebrados; concluyó que Tardigrada era una clase dentro del *phylum* Arthropoda, entre las (antes consideradas) clases Onychophora y Eutracheata. Realizó una revisión de las especies descritas y estableció numerosas sinonimias; de hecho, la taxonomía moderna de todas las especies descritas hasta ese momento se basa en esta revisión más que en las descripciones originales (Ramazzotti y Maucchi, 1982). Sin embargo, creó confusión con algunas especies como *Macrobiotus richtersi* -

Hypsibius areolatus, y ciertas sinonimias propuestas por el autor hoy en día no son aceptadas. Propuso la siguiente clasificación para la clase Tardigrada:

<u>Órdenes</u>	<u>Subórdenes</u>	<u>Familias</u>	<u>Géneros</u>	<u>Subgéneros</u>
Heterotardigrada	Arthrotardigrada	Discopodidae	<i>Batillipes</i>	
		Onychopodidae	<i>Tetrakentron</i> <i>Bathyechiniscus</i> <i>Halechiniscidae</i> <i>Actinarctus</i>	
	Echiniscoidea	Nudechiniscidae	<i>Oreella</i> <i>Echiniscoides</i>	
		Scutechiniscidae	<i>Parechiniscus</i> <i>Pseudechiniscus</i> <i>Hypechiniscus</i> <i>Echiniscus</i>	<i>Bryochoerus</i> <i>Bryodelphax</i>
Eutardigrada		Macrobiotidae	<i>Macrobiotus</i> <i>Hypsibius</i> <i>Calohypsibius</i> <i>Isohypsibius</i> <i>Diphascon</i>	
		Arctiscidae	<i>Milnesium</i>	

En 1937 se describió un nuevo taxón, con la categoría de orden, dentro de Tardigrada: Mesotardigrada (Rahm, 1937), que se estableció para una sola especie, *Thermozodium esakii*, descubierta en una fuente termal cerca de Nagasaki, en Japón. Por desgracia, ni el material tipo, ni la localidad tipo, sobrevivieron a un terremoto, por lo que esta especie, y el orden (actualmente clase) al que dio lugar, continúa siendo un enigma, pues no se han vuelto a encontrar ejemplares que respondan a su descripción.

Después de la monografía de Marcus (1936), se despertó un gran interés sobre los tardígrados, que se tradujo en un incremento de los investigadores dedicados al grupo, y por tanto en un aumento de los trabajos publicados (Ramazzotti y Maucci, 1982). De entre los autores posteriores a 1936 cabe destacar al yugoslavo Franz Mihelcic que desarrolló su trabajo entre España y Austria, con una producción de 53 publicaciones entre 1938 y 1972, en las que describió 53 especies nuevas de Yugoslavia, España, Austria, Francia, Norte de Italia, Escandinavia y Argentina, además de contribuir al conocimiento de la ecología de los tardígrados. Otro autor de la época fue el húngaro Gyula Iharos que publicó 40 trabajos en los que describió 43 especies de Hungría, Austria, Bulgaria,

América del Sur, Mongolia, Nueva Guinea, India, el oeste de África, Vietnam y Corea, aportando datos faunísticos y zoogeográficos. R. de Barros (1939) contribuyó al conocimiento de los tardígrados de Brasil describiendo 9 especies y un género, *Itaquascon*, nuevos. Y en 1944, E. du Bois-Reymond Marcus describió 6 especies y un género, *Mopsechiniscus*. Alrededor de la mitad del siglo XX, A. X. Da Cunha comenzó a estudiar los tardígrados de Portugal y J. Rodríguez Roda los de España. En 1951, Petersen escribe una monografía sobre los tardígrados de Groenlandia.

Hasta 1942 los tardígrados fueron asumidos como esencialmente dulceacuícolas, considerándose a las especies marinas representantes ancestrales o una pequeña rama filogenética colateral, resultado de una adaptación secundaria (Ramazzotti y Maucci, 1982). Para Marcus (1929) la forma ancestral del taxón Tardigrada era una especie marina, que a través de *Halechiniscus* condujo a las formas marinas actuales y a través de *Oreella* a las formas terrestres y dulceacuícolas, con un retorno secundario al medio marino con *Echiniscoides*. En 1942, Thulin aumentó a siete el número de géneros marinos con el descubrimiento de *Styraconyx*. Unos años después R. M. May (1948) describió otro género marino, *Haplomacrobiotus*. Los tardígrados marinos descubiertos antes de la mitad del siglo XX lo fueron de una manera más o menos casual (Ramazzotti y Maucci, 1982). A partir de 1950, hay un aumento considerable del estudio del meiofauna marino por parte de especialistas del grupo, como E. Schulz, E. du Bois-Reymond Marcus, C. Delamare-Deboutteville, J. Renaud-Mornant, M. McGinty y L. Pollock. Desde ese momento se comienza a describir, no sólo especies nuevas, sino géneros y familias de tardígrados marinos. Desde 1950 hasta 1982 se incorporaron numerosos géneros marinos nuevos, como por ejemplo: *Pleocola*, *Stygarcus*, *Orzeliscus*, *Archechiniscus*, *Tanarctus*, *Florarcus*, *Parastigarcus*, *Coronarctus*, *Euclavarctus*, *Anisonyches*, *Megastygarcus*, *Pseudostygarcus* y *Angursa*, aumentando el número de especies marinas hasta 54 (Ramazzotti y Maucci, 1982).

En 1962, Giuseppe Ramazzotti publica la primera edición de *Il Phylum Tardigrada*. Se trata de una monografía que continúa los trabajos de Marcus (1929 y 1936). En su obra, Ramazzotti considera por primera vez a Tardigrada como un *phylum* separado de Onychophora y Arthropoda. La clasificación que adopta es esencialmente la de Marcus, con algunos cambios, de acuerdo con el Código de Nomenclatura Zoológica. Caben destacar las sustituciones de las siguientes familias entre ambas clasificaciones:

- Onychopodidae Marcus por Halechiniscidae Puglia,
- Discopodidae Marcus por Batillipedidae Ramazzotti,
- Nudechiniscidae Marcus por Oreellidae Puglia,
- Scutechiniscidae Marcus por Echiniscidae Thulin,
- Arctiscidae Thulin por Milnesiidae Ramazzotti y
- Transfiere el género *Orzeliscus* desde la familia Halechiniscidae a la familia Batillipedidae.

La clasificación de Ramazzotti es la que, prácticamente, siguen la mayoría de los autores en la actualidad. Después de publicar dos suplementos de *Il Phylum Tardigrada* y varios artículos, Ramazzotti (1972) publica la segunda edición de su monografía, revisada y con un proyecto taxonómico más práctico. El número total de especies incluido en esta monografía es de 417. Ya en 1983, G. Ramazzotti y W. Maucci presentan la última monografía mundial del grupo publicada hasta la actualidad, la tercera edición de *Il phylum Tardigrada*, que compila tanto información general (morfología, fisiología, autoecología, etc.) del *phylum*, como la descripción taxonómica de 514 especies limnoterrestres y marinas, y sus respectivas distribuciones. La última revisión biogeográfica es sólo de los taxones limnoterrestres y la realizó McInnes en 1994.

El desarrollo de las investigaciones sobre el grupo Tardigrada se debe, lógicamente, al notable aumento del número de especialistas y a la ampliación de las zonas geográficas donde se estudia la presencia de tardígrados. Este aumento en el número de especialistas supuso un incremento espectacular en el número de especies descritas (Figura 2.7.1).

Así, en la primera década del siglo XX se observa un aumento en el número de especies descritas gracias al trabajo realizado por Richters y Murray, al ampliar las zonas de estudio (Figura 2.7.1). A mediados del siglo XX se observa otro incremento en el ritmo de descripción de especies que se corresponde con el número de investigadores

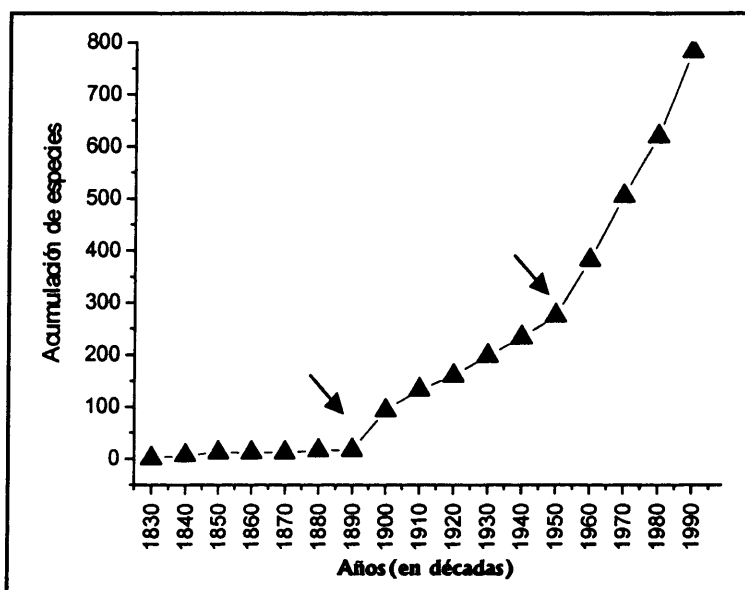


Figura 2.7.1: Curva de acumulación de especies descritas del *phylum* Tardigrada por décadas, desde 1830-1839 hasta 1990-1999. Parte de la información se ha obtenido en Kinchin (1994).

del grupo, tras la segunda monografía de Marcus, y, por otro lado, también se refleja el estudio sistemático de los tardígrados marinos (Figura 2.7.1).

Este desarrollo y potenciación del estudio de los tardígrados, no sólo de la descripción de nuevas especies, sino también de otros aspectos de su biología, dio lugar a la celebración de simposios internacionales periódicos donde los especialistas podían, y pueden, exponer sus descubrimientos y avances, y planificar futuras colaboraciones. Hasta la actualidad se han celebrado nueve simposios, el primero de ellos en 1974 en Pallanza (Italia), que fue organizado por el L. Tonolli. Los otros ocho simposios se han celebrado cada tres años aproximadamente, en localidades como Polonia, Tennessee (EEUU), Módena (Italia), Cambridge (Reino Unido), Maryland (EEUU), Alemania, Copenhague (Dinamarca) y Florida (EEUU). Los organizadores de tales eventos han sido especialistas del grupo de gran prestigio como B. Weglarska, D. Nelson, R. Bertolani, S. McInnes, D. B. Norman, H. Greven, R. M. Kristensen, J. Garey, B. Nichols, F. Romano y W. Miller.

2.7.2.- Estudio de los tardígrados de la Península Ibérica

En la Península Ibérica, tanto el esfuerzo como el número de investigadores dedicados al estudio de los tardígrados no ha sido ni remotamente comparable con los del resto de Europa.

En España, la primera cita sobre tardígrados es de Heinis (1908) (más de 130 años después del descubrimiento del grupo), en un trabajo sobre las Islas Canarias en el que se citan 7 especies limnoterrestres (Tabla 2.7.1). La segunda cita sobre España, y primera en zona peninsular, es la de una especie encontrada en el río Lozoya (Madrid) (Madrid Moreno, 1907 y 1911). En 1919 y 1921, Pardo García añade a la corta lista una especie más, de Valencia. Entre 1937 y 1948, Da Cunha presenta los primeros trabajos de tardígrados para Portugal, añadiendo 27 especies a las ya encontradas en la Península Ibérica, tres de ellas, especies nuevas para la ciencia (Tabla 2.7.1). Con los trabajos de Rodríguez Roda (1947a, b y c, 1949 y 1952), el total de especies encontradas en España es de 34, para todos los medios, incluido el marino (10 especies terrestres y dulceacuícolas se encontraron en la Comunidad de Madrid; Tabla 2.7.2), e incorpora 18 especies limnoterrestres y 3 marinas a la lista de especies de tardígrados ibéricos (Tabla 2.7.1). Mihelcic, en 1954 y 1955, cita por primera vez 5 especies para la Península Ibérica (Tabla 2.7.1), 3 de ellas en la Comunidad de Madrid (Mihelcic, 1954; Tabla 2.7.2). Entre 1979 y 1983, diversos autores (Maucci, 1979; Fontoura, 1981 y 1982; Maucci y Ramazzotti, 1981; Maucci, 1983; Ramazzotti y Maucci, 1983) añaden 10 nuevas citas de especies limnoterrestres, de las que tres especies y un género son nuevos (Tabla 2.7.1).

Tabla 2.7.1: Artículos, en orden cronológico, sobre tardígrados en la Península Ibérica, Islas Canarias, Islas Baleares e Islas Chafarinas. En cada artículo se especifican las primeras citas de las especies en las zonas mencionadas. As = *Astatumen*, A = *Adropion*, B = *Bryodelphax*, C = *Calohypsibius*, Dac = *Dactylobiotus*, D = *Diphascion*, Dor = *Doryphoribius*, E = *Echiniscus*, Heb = *Hebesuncus*, Hyp = *Hypsibius*, Hype = *Hypechiniscus*, I = *Isohypsibius*, M = *Macrobiotus*, Min = *Minibiotus*, Miln = *Milnesium*, Mu = *Murrayon*, P = *Pseudechiniscus*, Pa = *Parechiniscus*, Pse = *Pseudobiotus*, R = *Ramazzottius*, Ri = *Richtersius*, Fl = *Florarctus*, Hal = *Halechiniscus*; n. gen. = género nuevo descrito en el artículo, n. sp. = especie nueva descrita en el artículo, n. subsp. = subespecie nueva descrita en el artículo, (M) = especie marina.

ARTÍCULO	PRIMERAS CITAS DE LAS DISTINTAS ESPECIES
Heinis, 1908	<i>E. arcftomys</i> , <i>E. quadrispinosus</i> , <i>I. tuberculatus</i> , <i>M. echinogenitus</i> , <i>M. hufelandi</i> , <i>Min. intermedius</i> , <i>Miln. tardigradum</i>
Madrid Moreno, 1911	<i>Macrobiotus</i> sp. (estudio sobre el plancton de un embalse en Madrid)
Pardo García, 1919	<i>Macrobiotus</i> sp. (estudio sobre el plancton de una fuente en Valencia)
Pardo García, 1921	<i>Macrobiotus</i> sp. (estudio sobre el plancton de una fuente en Valencia)
Barros y Da Cunha, 1937	<i>Dac. macronyx</i> , <i>M. areolatus</i> , <i>M. occidentalis</i>
Da Cunha, 1941	<i>B. parvulus</i> , <i>C. ornatus</i> , <i>E. blumi</i> , <i>E. canadensis</i> , <i>E. quadrispinosus</i> , <i>Heb. conjungens</i> , <i>Hyp. convergens</i> , <i>Hyp. pallidus</i> , <i>M. echinogenitus</i> , <i>M. hufelandi</i> , <i>Min. intermedius</i> , <i>Min. furcatus</i> , <i>Miln. tardigradum</i> , <i>P. suillus</i> , <i>R. oberhaeuseri</i>
Da Cunha, 1943	<i>C. placophorus</i> n. sp.
Da Cunha, 1944a	<i>E. merokensis</i> , <i>E. oihonnae</i> , <i>Hyp. scabrosus</i> , <i>D. (D.) alpinum</i>
Da Cunha, 1944b	<i>E. multispinosus</i> n. sp.
Rodríguez Roda, 1946	<i>D. (A.) scoticum</i> , <i>D. (D.) oculatum</i> , <i>E. trisetosus</i> , <i>I. granulatus</i> , <i>M. richteris</i> , <i>Pa. chitonides</i> , <i>Ri. coronifer</i>
Da Cunha, 1947a	<i>C. verrucosus</i> , <i>I. sattleri</i> , <i>Mu. pullari</i>
Da Cunha, 1947b	<i>Pa. unispinosus</i> n. sp.
Rodríguez Roda, 1947 a, b y c	<i>Dac. dispar</i> , <i>Bathychiscus tetrynx</i> (M), <i>Batillipes mirus</i> (M), <i>Echiniscoides sigismundi sigismundi</i> (M)
Da Cunha, 1948	<i>I. prosostomus</i> , <i>Mu. hibernicus</i>
Rodríguez Roda, 1949	<i>E. testudo</i> , <i>E. mediantus</i> , <i>H. dujardini</i> , <i>I. annulatus</i>
Rodríguez Roda, 1951	<i>M. harmsworthi</i>
Rodríguez Roda, 1952	<i>Dac. ambiguus</i> , <i>D. (D.) rugocaudatum</i> , <i>D. (D.) rugosum</i> , <i>Hyp. scabropygus</i> , <i>M. dubius</i>
Mihelcic, 1954	<i>D. (D.) recamieri</i> , <i>Min. hufelandioides</i> , <i>Pse. augusti</i>
Mihelcic, 1955	<i>I. nodosus</i> , <i>P. clavatus</i>
Maucci, 1979	<i>M. recens</i>
Kristensen y Hallas, 1980	<i>Echiniscoides sigismundi hispanensis</i> n. subsp. (M), <i>Echiniscoides sigismundi mediterraneus</i> n. subsp. (M)
Fontoura, 1981	<i>I. ramazzottii</i> , <i>M. orcadensis</i> , <i>M. tetraplacoides</i> n. sp.
Maucci y Ramazzotti, 1981	<i>Cornechiniscus subcornutus</i> n. gen. n. sp.
Fontoura, 1982	<i>E. scabrospinosus</i> , <i>I. mammillosus</i> , <i>B. mateusi</i>
Maucci, 1983	<i>E. lichenorum</i> n. sp.
Ramazzotti y Maucci, 1983	<i>Hyp. camelopardis</i>
Lewin Osorio, 1984	<i>I. montanus</i> , <i>M. grandis</i> , <i>M. pallarii</i>
Maucci y Durante Pasa, 1984 a y b	<i>B. tatrensis</i> , <i>C. lobatus</i> , <i>D. (A) proriostre</i> , <i>D. (D.) chilense</i> , <i>D. (D.) nobilei</i> , <i>Dor. citrinus</i> , <i>E. sinuloides</i> , <i>E. bisetosus</i> , <i>E. spinulosus</i> , <i>Hype. gladiator</i> , <i>Hyp. microps</i> , <i>I. lunulatus</i> , <i>M. persimilis</i> , <i>M. montanus</i> , <i>P. facettalis</i> , <i>P. pseudocoronifer</i> , <i>T. spinuloides</i> , <i>Batillipes dicrocercus</i> (M)
Maucci y Durante Pasa, 1985	<i>As. trinacriae</i> , <i>E. bisculptus</i> , <i>I. josephi</i> , <i>M. lusitanicus</i> n. sp., <i>M. pseudofurcatus</i>
Maucci, 1991a	<i>I. monstrosus</i> n. sp., <i>M. fusciger</i> , <i>P. insolitus</i> n. sp.
McInnes, 1991	<i>M. baltatus</i> n. sp., <i>R. novemcinctus</i>
Villora Moreno, 1993	<i>Batillipes pennaki</i> (M), <i>Batillipes phreaticus</i> (M)
McInnes, 1994	<i>Dor. flavus</i>
De Zio Grimaldi y Villora-Moreno, 1996	<i>Hal. chafarinensis</i> n. sp. (M)
Villora-Moreno y Grimaldi, 1996	<i>Fl. acer</i> (M), <i>Fl. asper</i> (M), <i>Fl. cinctus</i> (M), <i>Fl. hulingsi</i> (M), <i>Fl. stellatus</i> (M), <i>Hal. greveni</i> (M), <i>Hal. perfectus</i> (M), <i>Hal. remanei</i> (M), <i>Stygartus bradypus</i> (M), <i>Stygartus craticulus</i> (M), <i>Actinarctus doryphorus</i> (M), <i>Actinarctus physophorus</i> (M), <i>Batillipes marcelli</i> (M)
Guil, 2002	<i>Dac. partenogeneticus</i> , <i>Dac. selenicus</i> , <i>Mu. dianeae</i> , <i>D. (D.) nodulosum</i> , <i>D. (D.) pingue</i> , <i>I. macellinoides</i>

En la revisión de Maucci y Durante (1984b) sobre la distribución de tardígrados en la Península Ibérica se recogen 62 especies limnoterrestres, 17 de ellas nuevas citas (más una especie marina; Tabla 2.7.1). Ese mismo año, Lewin Osorio cita tres especies limnoterrestres encontradas en España, y un año después Maucci y Durante Pasa (1985) encontraron 5 especies aún no citadas en la Península Ibérica, una de ellas, una nueva especie para la ciencia (Tabla 2.7.1). Una revisión del grupo en internet (Alonso Zarazaga, 1998. Fauna Ibérica en Internet: www.fauna-iberica.mncn.csic.es) muestra una lista de 83 especies de tardígrados, de todos los medios, para la Península Ibérica. Otras 6 especies limnoterrestres, tres de ellas nuevas, se hallaron en el territorio español en 1991 y 1994 (Maucci, 1991; McInnes, 1991 y 1994). La última revisión del *phylum* en la Península Ibérica, las Islas Baleares y las Islas Chafarinas (Guil, 2002) presenta una lista de 118 especies (22 de ellas marinas; 23 en la Comunidad de Madrid y 5 de éstas nuevas citas para la Península Ibérica; Tabla 2.7.1 y 2.7.2). Actualmente sólo hay un grupo español (Villora Moreno *et al.*, 1993, 1996 y 1998) trabajando en tardígrados, dedicado exclusivamente a especies marinas (Tabla 2.7.1).

Tabla 2.7.2: Artículos, en orden cronológico, con las citas de tardígrados para la Comunidad de Madrid.

ARTÍCULO	PRIMERAS CITAS DE LAS DISTINTAS ESPECIES
Madrid Moreno, 1911	<i>Macrobotus</i> sp. (estudio sobre el plancton de un embalse en Madrid)
Rodríguez Roda, 1949	<i>Calohypsibius ornatus</i> <i>Dactylobiotus dispar</i> <i>Echiniscus canadensis</i> <i>Echiniscus mediantus</i> <i>Echiniscus testudo</i> <i>Echiniscus trisetosus</i> <i>Hypsibius dujardini</i> <i>Isohypsibius annulatus</i> <i>Macrobotus hufelandi</i> <i>Milnesium tardigradum</i> <i>Murrayon pullari</i>
Mihelcic, 1954	<i>Diphascon (Diphascon) recamieri</i> <i>Echiniscus granulatus</i> <i>Hypsibius convergens</i> <i>Minibiotus hufelandioides</i> <i>Pseudobiotus augusti</i> <i>Macrobotus harmsworthi</i>
Guil, 2002	<i>Dactylobiotus selenicus</i> <i>Murrayon dianeae</i> <i>Diphascon (Diphascon) nodulosum</i> <i>Diphascon (Diphascon) pingue</i> <i>Isohypsibius macellinoi</i>

El hallazgo y descripción de especies en la Península Ibérica y en concreto en la Comunidad de Madrid, ha sido muy lento. En la Figura 2.7.2 se representa la acumulación de especies limnoterrestres encontradas en la Península Ibérica y en la Comunidad de Madrid. En las dos regiones ha habido muy pocos investigadores dedicados al estudio de los tardígrados y, además, se comienzan a estudiar mucho más tarde. Se puede apreciar, como ya se ha indicado, que a principios y mediados del siglo XX, a nivel mundial (Figura 2.7.1) hay un aumento significativo en la descripción de especies, que se corresponde con un aumento paralelo tanto de investigadores que se dedican al estudio de los tardígrados, como a la ampliación de las zonas geográficas,

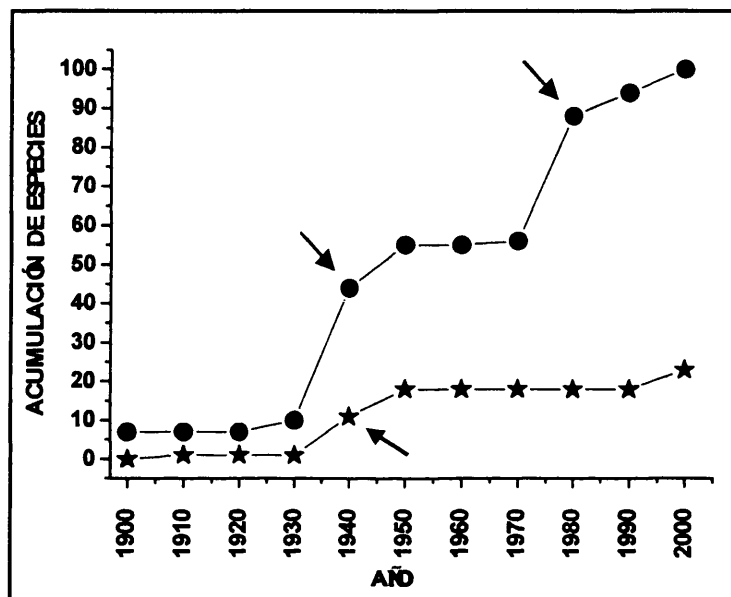


Figura 2.7.2: Curva de acumulación de especies limnoterrestres del *phylum* Tardigrada encontradas en la Península Ibérica e Islas Baleares, Chafarinas y Canarias (círculos) y en la Comunidad de Madrid (estrellas) desde que se comenzó a estudiar hasta la actualidad.

mientras que en la Península Ibérica y en la Comunidad de Madrid dicho aumento se produce en la década de los 30, gracias a los trabajos de Da Cunha en Portugal y Rodríguez Roda en España, y en la década de los 70, por el trabajo de Fontoura en Portugal y por el aumento de interés de especialistas extranjeros por los tardígrados ibéricos (Tabla 2.7.1 y Figura 2.7.2).

2.7.3.- Clasificaciones actuales del *phylum*

Como ya se ha visto en los apartados anteriores, y como ocurre en muchos grupos animales y vegetales, la clasificación de los distintos grupos dentro del *phylum* Tardigrada ha sido motivo de controversia y discusión entre los especialistas. A esto se suma el escaso conocimiento que se tiene sobre su autoecología, lo cual impide correctas clasificaciones ecológicas.

La clasificación taxonómica más ampliamente aceptada es la de Ramazzotti (1962), que está basada en las de Marcus (1929 y 1936). Entre 1980 y 1982 surgió una discusión entre Schuster *et al.* (1980a) y Pilato (1982) acerca de los caracteres taxonómicos que debían primar a la hora de subdividir la clase Eutardigrada. El grupo de Schuster defendía que primero se debían considerar las características del aparato bucofaríngeo y luego las de las uñas, de forma que subdividían la clase Eutardigrada en las siguientes familias: Macrobiotidae, Hypsibiidae y Milnesiidae. Por el contrario, Pilato (1982) atendía primero las características de las uñas y las del aparato bucofaríngeo después; de esta forma propuso que la clase Eutardigrada se dividiera en las siguientes familias: Macrobiotidae, Calohypsibiidae, Hypsibiidae y Milnesiidae. Una de las últimas clasificaciones, aceptada por la mayoría de los autores, es la propuesta por Nelson (Nelson, 1991; McInnes, 1994; Nielsen, 1995; Kinchin, 1995; Rebecchi *et al.*, 2000; Nelson y Marley, 2000), en la que incluye información autoecológica de las especies que componen las categorías supragenéricas, manteniendo la clasificación de Ramazzotti (1962), y la postura de Pilato (1982) en cuanto a la subdivisión de la clase Eutardigrada. Esta clasificación de Nelson aparece a continuación:

Clase Heterotardigrada Marcus, 1927, tardígrados que se caracterizan por tener un par de apéndices cefálicos sensoriales, cirro interno bucal, papilas cefálicas, cirro externo bucal, *clava*, y el cirro lateral o cirro A. Hay muchos representantes marinos y terrestres que suelen estar armados, es decir, presentan placas cuticulares. Algunas especies marinas tienen un único cirro mediano, que suele aparecer en los grupos más primitivos, principalmente de los Arthrotardigrada ornamentados

Orden Arthrotardigrada Marcus, 1927; marinos, con la excepción de la especie dulceacuícola *Styraconyx hallasi* (Kristensen) (Familia Stygarctidae)

Familia Archechiniscidae

Familia Batillipedidae

Familia Coronarctidae

Familia Halechiniscidae

Familia Renaudarctidae

Familia Stygarctidae

Orden Echiniscoidea Marcus, 1927

Familia Echiniscoididae, marina

Familia Oreellidae, terrestres sin placas cuticulares; no "armados"

Familia Carphanidae, dulceacuícola

Familia Echiniscidae, terrestre, excepto ciertas especies de *Echiniscus*, *Hypechiniscus* y *Pseusechiniscus*, ocasionalmente

Clase Mesotardigrada Marcus, 1927

Orden Thermozodia Ramazzotti y Maucci, 1983, monotípica, *Thermozodium esakii*, especie encontrada en una fuente termal en Japón; la localidad tipo y el Museo donde se encontraba depositada la especie tipo fueron destruidos durante un terremoto

Clase Eutardigrada Marcus, 1927; son tardígrados “desnudos” o no armados, es decir, no presentan placas cuticulares; hay representantes dulceacuícolas y terrestres

Orden Parachela Schuster, Nelson, Grigarick y Christenberry, 1980, pierden los apéndices sensoriales externos, pero poseen regiones sensoriales en la cabeza

Familia Calohypsibiidae, terrestre

Familia Eohypsibiidae, terrestre y dulceacuícola

Familia Hypsibiidae, marina, terrestre y dulceacuícola

Familia Necopinatidae, terrestre

Familia Macrobiotidae, terrestre y dulceacuícola

Familia Microhypsibiidae

Orden Apochela Schuster, Nelson, Grigarick y Christenberry, 1980; poseen estructuras cefálicas sensoriales, no homólogas a las de heterotardígrados

Familia Milnesiidae, géneros terrestres

En contadas ocasiones se han propuesto clasificaciones ecológicas como la de Mihelcic (1949), que estaba basada en los requerimientos de humedad de los tardígrados y que corroboraron Ramazzotti y Maucci (1983), aunque discrepaban en la localización de algunas especies. Así crearon cuatro tipos de especies según sus requerimientos hídricos:

- especies xerófilas, en hábitats secos;
- especies euritópicas, en intervalos de condiciones de humedad muy amplios;
- especies higrófilas, en hábitats húmedos; y
- especies hidrófilas, en hábitats mojados, incluyendo aguas lénticas y lóticas.

Mihelcic (1949) propuso, además, otras clasificaciones de los tardígrados según su plasticidad (estenoplástica, euriplástica, eu-euriplástica), la humedad que requirieran (estenokous, eurokous, eu-eurokous), la insolación que soportaran (mesoestenoheliófilo, poliestenoheliófilo, mesoeuriheliófilo), sus requerimientos de oxígeno (estenoaeróbico, euriaeróbico), la alimentación, la geofilia y otros factores. El carácter de estas clasificaciones es menos práctico que el taxonómico, puesto que se basan en el conocimiento ecológico del grupo que era, y es, muy escaso.

2.7.4.- Líneas de investigación actuales de estudio

Las líneas actuales de investigación a nivel mundial se centran en describir la diversidad del *phylum* Tardigrada (taxonomía), en estudios filogenéticos dentro del *phylum* y su ubicación dentro del conjunto de invertebrados, para cuyo fin se utilizan

II. INTRODUCCIÓN Y REVISIÓN TARDÍGRADA

tanto datos morfológicos, como moleculares. En la descripción de nuevos taxones limnoterrestres y marinos dentro del grupo Tardigrada, desde la última revisión mundial (Ramazzotti y Maucci, 1983), han contribuido, y contribuyen con el descubrimiento de nuevas especies, géneros y familias, casi todos los autores actuales. Entre los científicos que han descrito especies limnoterrestres están Nelson, Bertolani, Weglarska, Kristensen, Binda, Pilato, Claxton, McInnes, Rebecchi, Biserov, Dastych, Schuster, Maucci, Horning, Guidetti, Ito, Abe, Sudzuki, Utsugi, Kathman, Marley, Sémérie y un largo etcétera. Además, los investigadores han tratado de diversificar geográficamente los lugares de estudio, de forma que se han encontrado tardígrados en todos los continentes, aunque algunas regiones (Europa, Norte América) estén mejor estudiadas que otras (Sudamérica, Asia, Australia, África, Antártida).

Otro tema sobre el que se han diversificado los estudios en estos 20 años son los aspectos relacionados con la biología y autoecología del grupo, aunque suele tratarse de trabajos puntuales. Se abordan cuestiones como la dinámica de poblaciones y los patrones de distribución, de acuerdo a distintas variables (altitud, vegetación, insolación, etc.). A ello contribuyen, entre otros, autores como Nelson, Bertolani, Dastych, Marley, Guidetti, Ito, Maucci, Utsugi, Romano, Kathman y Jennings. Otro aspecto de la biología del grupo que ha avanzado en este período de tiempo es la biología de la reproducción y genética (modos de reproducción, cariólogía, descripción de los espermatozoides, descripción del desarrollo de las células germinales, etc.) y el desarrollo embrionario y sus implicaciones evolutivas, gracias a especialistas como Rebecchi, Bertolani y Weglarska. El estudio histológico de diversas estructuras y órganos, y sus implicaciones evolutivas, han avanzado en estos años por los trabajos de W. C. Dewel, R. A. Dewel, y R. M. Kristensen, esencialmente.

La capacidad de los tardígrados de entrar en criptobiosis es otro aspecto que se ha investigado, ya que podría ayudar a clarificar los procesos de envejecimiento en todas las especies, incluida la humana (Nelson, 1995) y por sus aplicaciones en biomedicina y otros campos (por ejemplo, Ciencia de Materiales). La investigación de las sustancias químicas que producen los tardígrados al entrar y salir de ese estado, como por ejemplo la trehalosa, los límites de resistencia en este estado, o las implicaciones de la criptobiosis en la evolución de los tardígrados, son temas que han trabajado diversos científicos, como Crowe, Kristensen, Guidetti, etc.

La sistemática dentro del grupo ha sido un tema que la gran mayoría de los investigadores de tardígrados han discutido desde uno u otro punto de vista (taxonomía mor-

fológica, biología comparativa, etc.), aunque no se han aplicado ampliamente metodologías modernas, como el uso de programas informáticos o la sistemática molecular. Finalmente, el estudio de las relaciones filogenéticas del *phylum* Tardigrada respecto a otros *phyla* de invertebrados ha sido, ya desde el comienzo del estudio de los tardígrados, y continúa siendo, un tema controvertido, que quizá en la actualidad, con la introducción de los datos moleculares, los estudios sobre el desarrollo embrionario y la aplicación de otras metodologías de análisis, pueda llegar a aclararse.

2.8.- ESTUDIOS FILOGENÉTICOS DEL *PHYLUM* TARDIGRADA

Al abordar el análisis filogenético de cualquier grupo es importante estudiar y precisar dos puntos determinantes: 1) verificar su monofilia y 2) comprobar la existencia de registro fósil relacionado, lo que puede facilitar la interpretación de las características que se observan en los representantes actuales. Con respecto a estos dos puntos los datos con que actualmente se cuenta son los siguientes:

- 1) La monofilia del *phylum* Tardigrada se ha establecido por: i) dos sinapomorfias morfológicas: la existencia del nervio que va desde los lóbulos laterales del protocerebro al primer ganglio ventral y el tipo de estructura que tienen sus manchas oculares (Nielsen, 1995), y ii) el análisis de diversas secuencias moleculares (Nielsen, 2003).
- 2) El registro fósil relacionado con este *phylum* es escaso, difícil de interpretar y tiene pocos caracteres que sean comparables con las formas actuales (Dewel y Dewel, 1997). El primer registro fósil relacionado con los tardígrados se encontró en Canadá (Ewing, 1937), en unos depósitos de ámbar del Cretácico Superior existentes en el Lago Cedar y formados hace 60 millones de años. Allí se encontraron un heterotardígrado juvenil y dos eutardígrados de la especie extinta *Beorn leggi* (Cooper, 1964), probablemente pertenecientes a la familia Macrobiotidae, con formas muy parecidas a las especies modernas (Kinchin, 1995). El siguiente descubrimiento fue el de un fósil de un huevo de la especie *Macrobiotus hufelandi*, perteneciente al Cuaternario Travertino de la era *pre-rissian*, de hace menos de 1,5 millones de años (Durante y Maucci, 1972). Más recientemente, Bertolani y Grimaldi (2000) encontraron un fósil en unos depósitos de ámbar en New Jersey, que se ha podido atribuir al Cretácico Superior Turoniense (hace 90 millones de años). Este fósil, denominado *Milnesium swolenskyi* (Figura 2.8.1A), también es muy parecido a las especies actuales (Bertolani y Grimaldi, 2000). Finalmente,

hay unos fósiles, cuya descripción aún no está publicada, pero cuyos datos preliminares se encuentran disponibles en Internet (Maas y Waloszek, 2001 y <http://biosys-serv.biologie.uni-ulm.de/sektion/dieter/noncrustacean/noncrustacean.html>), encontrados en unos depósitos de un tipo de roca denominada *Orsten*. Se hallaron en Siberia, Rusia (formación Kuonamka, área Lena). Se trata de cuatro fósiles reconocidos como tardígrados (Figura 2.8.1.B y C) y pertenecientes al Cámbrico Medio, hace unos 530 millones de años (Maas y Waloszek, 2001 y <http://biosys-serv.biologie.uni-ulm.de/sektion/dieter/noncrustacean/noncrustacean.html>).

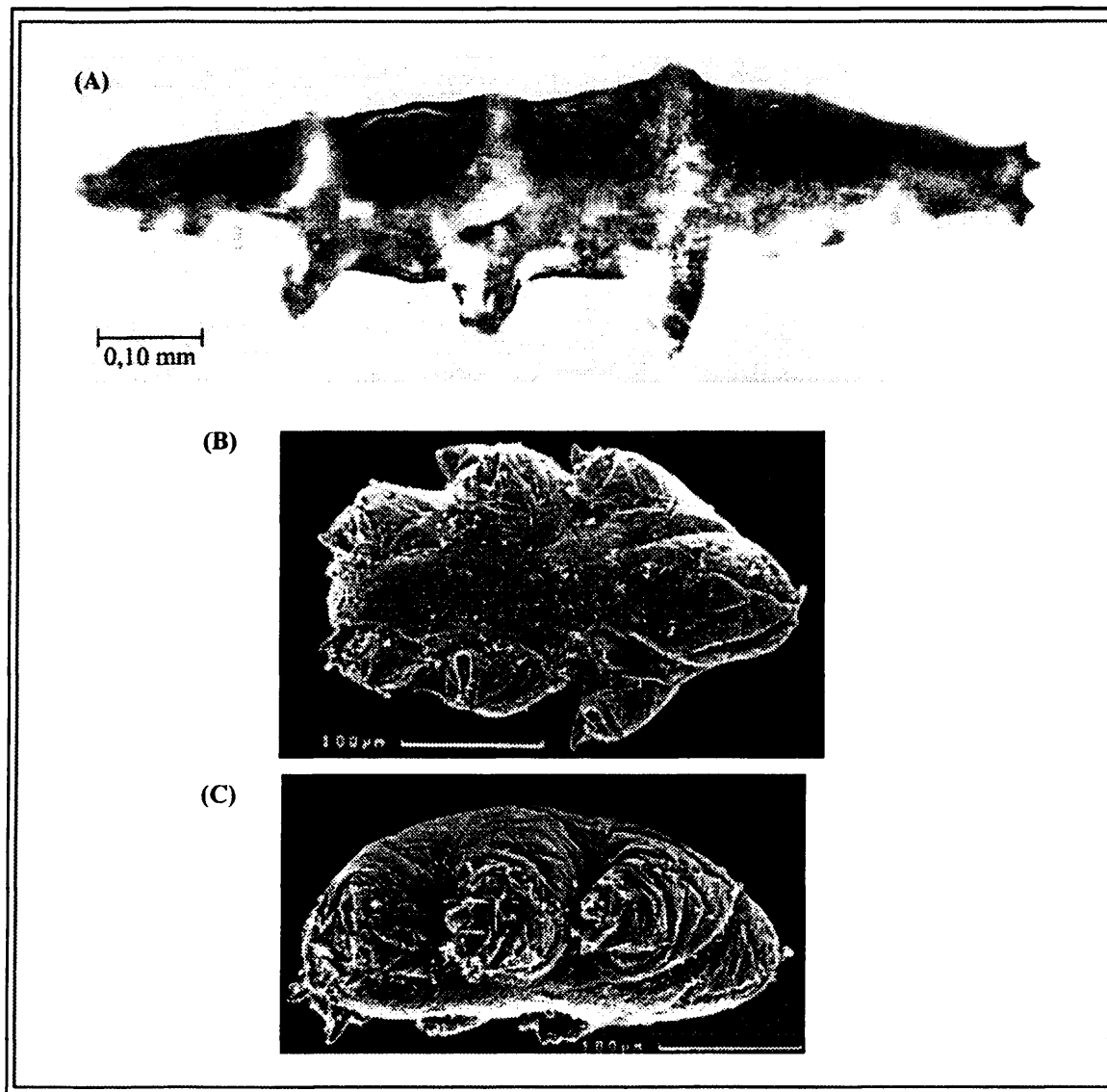


Figura 2.8.1: Fotografías de los fósiles de Tardigrada pertenecientes al Cretácico (A) (obtenida de Bertolani y Grimaldi, 2000) y Cámbrico, en vista dorsal (B) y lateral (C) (obtenidas de Maas y Waloszek (2001) y <http://biosys-serv.biologie.uni-ulm.de/sektion/dieter/noncrustacean/noncrustacean.html>).

2.8.1.- Relaciones filogenéticas del *phylum* Tardigrada con otros *phyla* de invertebrados

La posición filogenética del *phylum* Tardigrada respecto a otros *phyla* de invertebrados es incierta, ya que comparten caracteres tanto con Arthropoda y Onychophora como con el complejo de Aschelminthes -Rotifera, Gastrotricha, Nematoda, Nematomorpha, Kynorhyncha, Priapulida, Acanthocephala y Loricifera- (Nelson, 1982). Algunos análisis, basados en caracteres morfológicos, relacionan a los tardígrados con otros *phyla* de aschelminthes (Nelson, 1982; Nielsen, 1995), mientras que en otros trabajos, realizados con caracteres morfológicos y moleculares, aparecen como grupo hermano de Arthropoda (Garey *et al.*, 1996; Giribet *et al.*, 1996; Garey *et al.*, 1999). El estatus morfológico y molecular de los tardígrados, que los sitúa entre todos los *phyla* mencionados, ha provocado una gran controversia entre los especialistas del grupo, respecto a su ubicación dentro del reino Animalia. En la Figura 2.8.2 se muestran cuatro de las últimas filogenias morfológicas y/o moleculares que se han planteado y que implican al *phylum* Tardigrada.

Como ya se ha indicado, la morfología de los tardígrados presenta caracteres compartidos con diversos *phyla* de invertebrados. La boca de los tardígrados se podría haber formado de la misma manera que el aparato circunoral de Onychophora (Dewel *et al.*, 1992). La presencia de las láminas del anillo circunoral del fósil Cámbrico *Anomalocaris* (asociado a Tardigrada y Onychophora) (Whittington y Briggs, 1985; Chen *et al.*, 1994), harían de la boca en anillo un carácter plesiomorfo para el clado Arthropoda y Lobopodia (también denominado Proarthropoda y formado por Onychophora y Tardigrada) (Dewel y Dewel, 1996). Otros caracteres del clado Arthropoda-Lobopodia que también se considerarían plesiomorfos serían (Nielsen, 1995; Dewel y Dewel, 1996): una cabeza formada por tres segmentos, la presencia de apéndices cefálicos, la diferenciación de los segmentos en dorsal-ventral y en anterior-posterior, la especialización del intersegmento para la recepción sensorial, una cutícula corporal con colágeno y quitina que se muda, un estado larvario o adulto que presenta una banda de cilios sobre células multiciliadas, manipulación del alimento con las patas modificadas, un sistema circulatorio de espacios hemaes y celómicos confluentes (*mixocoel*) y protonefridios. Nematoda y Loricifera, al igual que Tardigrada, presentan una faringe trirradiada mioepitelial. La faringe de los nematodos, a diferencia de la de los tardígrados, posee un tejido glandular intrafaríngeo con diversas secciones especializadas y presenta un patrón de

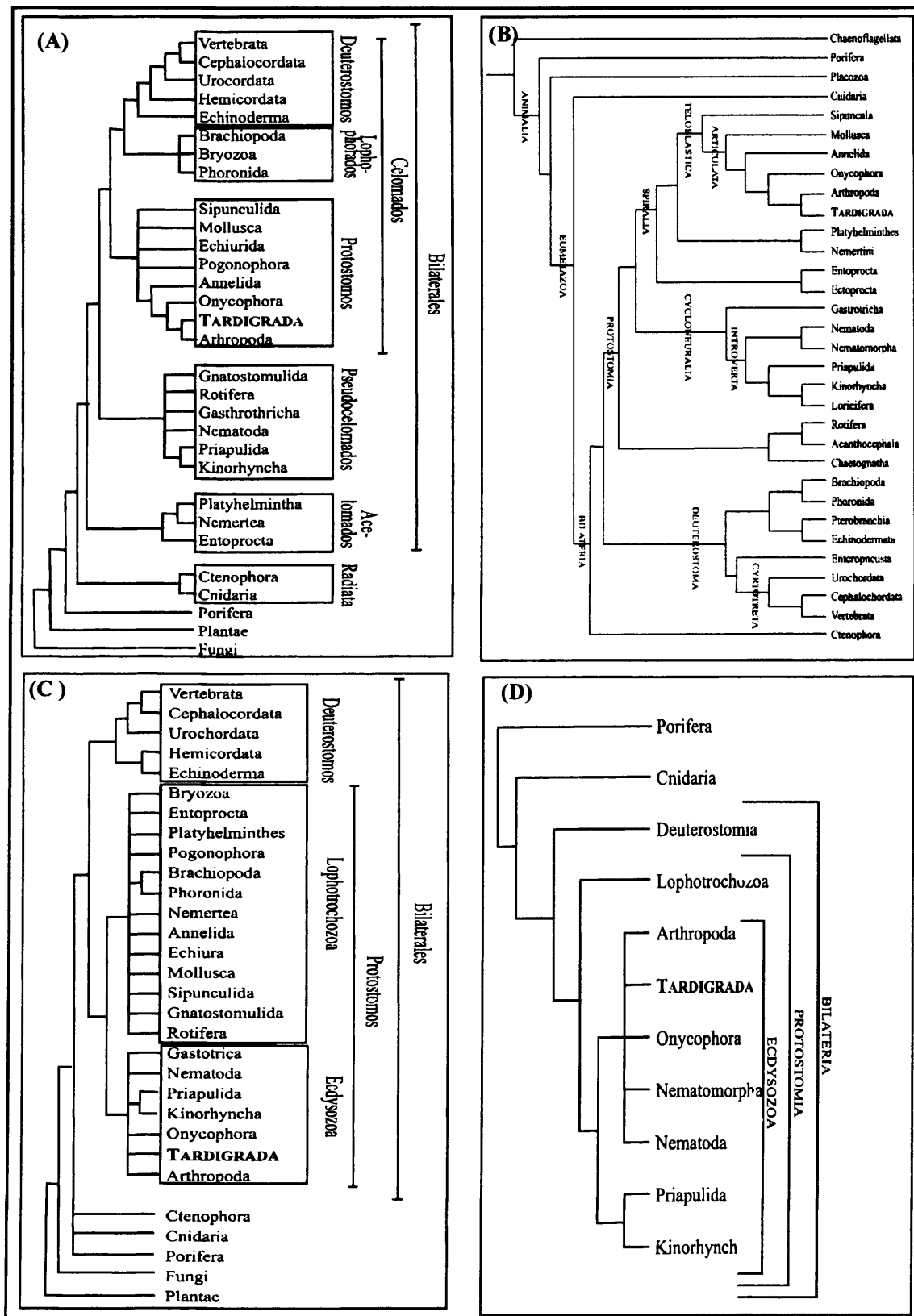


Figura 2.8.2: Algunas de las últimas filogenias de los *phyla* de invertebrados que incluyen a Tardigrada. (A) Filogenia tradicional, según Adoutte *et al.* (2000), (B) filogenia molecular propuesta por Nielsen *et al.* (1995), (C) filogenia molecular propuesta por Adoutte *et al.* (2000) y (D) filogenia molecular y morfológica propuesta por Valentine *et al.* (2000).

células musculares e innervación nerviosa distintos. Sólo la faringe de los representantes de la familia Nanaloricidae (Loricifera) tiene estructuras tipo placóide, homólogas a las de los tardígrados (Eibye-Jacobsen, 2001). Los túbulos de Malpighio de los tardígrados se caracterizan por la total ausencia de estructuras ciliares, típicas de los protonefridios y los metanefridios de Protostomados (Møbjerg y Dahl, 1996). Esta condición hace que la relación propuesta por Weglarska (1980), entre los túbulos de Malpighio de los tardígrados y el protonefridio de los rotíferos, sea improbable (Møbjerg y Dahl, 1996). El sistema en H de los nematodos es, presumiblemente, un protonefridio modificado (Kristensen y Hay-Schmidt, 1989), que, como la mayoría de los nefridios, abren al exterior por un poro excretor (Wright, 1991); tampoco hay muchas indicaciones de la homología sugerida por Weglarska (1987b) entre el sistema en H de los nematodos y los túbulos de Malpighio de los tardígrados (Wright, 1991). Las similitudes entre ambos sistemas probablemente se deban a procesos de convergencia y deben tratarse como analogías (Møbjerg y Dahl, 1996). La morfología de los gametos masculinos, otro carácter importante, no arroja mucha luz al problema, ya que los gametos de los heterotardígrados están más relacionados con los de Annelida que con los de Arthropoda (Rebecchi *et al.*, 2000b). Sin embargo, los espermatozoos de los eutardígrados, los más especializados dentro de Tardigrada, alcanzan el grado de especialización encontrado en Arthropoda.

Una característica que ha sufrido gran cantidad de cambios a lo largo de la evolución es el tamaño corporal, por lo que podría ser importante reconstruir la evolución del tamaño dentro de cada *phylum* (Schmidt-Rhaesa, 2001). En el caso de Tardigrada, continúan existiendo dos preguntas abiertas: ¿se trata de un proceso de pedomorfosis (juveniles maduros sexualmente, bien por una aceleración en la maduración de las gónadas, progénesis, o bien por un desarrollo somático retardado, neotenia)?; y ¿se produjo en la rama de los tardígrados o en un antecesor anterior? (Schmidt-Rhaesa, 2001).

El estudio de los caracteres morfológicos de diversos *phyla* de invertebrados ha desembocado en dos teorías que ubican a Tardigrada junto a Aschelminthes o junto a Arthropoda, en función de los caracteres que se utilicen (Nielsen, 1995). En el primer caso, “*Teoría de los Aschelminthes*”, las diferencias entre ambos taxones se basan en caracteres que se encuentran en las siguientes estructuras: las sensilas, el tipo de cutícula de los heterotardígrados, la ultraestructura de la faringe, el número constante de células en ciertos órganos [en este caso, se debe tratar como un carácter, de la misma natu-

raleza, por ejemplo, que los ojos; en sí su presencia no es un carácter filogenético, pero es importante poderlo considerar homólogo (Nielsen, 1995)] y la capacidad de entrar en criptobiosis. En el segundo caso, la presencia de patas articuladas con músculos intrínsecos en Tardigrada, homóloga a las de Arthropoda, supone el eje central de la “*Teoría de los Arthropoda*” (Nielsen, 1995). Otros caracteres que relacionan a Arthropoda y Tardigrada se encuentran en el sistema nervioso central. Por un lado, la cadena ventral de ganglios con conectivos pareados es similar en ambos grupos, y, por otro lado, el cerebro de los tardígrados y de los artrópodos presenta las mismas regiones: *protocerebro*, *deutocerebro* y *tritocerebro*, que se pueden representar mediante el siguiente esquema (Dewel y Dewel, 1996; Nielsen, 1995):

SEGMENTO	ARTRÓPODOS	TARDÍGRADOS
I	Puente estomodeal Ganglio Frontal Nervio <i>labrum</i>	Ganglio - Cono dorsal
II		Cirro interno y Ganglio Ganglio - Cono ventral
III	PROTOCEREBRO	Ganglio de papila y cirro externo, Ganglio de Cirro A y <i>clavae</i>
IV	DEUTCEREBRO	1 ^{er} ganglio del tronco
V	TRITOCEREBRO	2 ^o ganglio del tronco
VI	Ganglio Mandibular	3 ^{er} ganglio del trono

Otro carácter que se interpreta como sinapomorfía del clado formado por tardígrados y artrópodos es la pérdida tanto del sistema hemal como del corazón, si bien hay que remarcar que la pérdida de un carácter es un argumento muy débil.

El bajo nivel de resolución de la posición filogenética de los tardígrados no parece haber mejorado mucho con los últimos estudios moleculares que los ubican como grupo basal tanto de Arthropoda como de protostomados celomados (Moon y Kim, 1996), entre Priapulida y Arthropoda (Winnepeninckx *et al.*, 1995), o como grupo hermano de Arthropoda (según estudios de la secuencia del ADNr 18S, aunque hay autores (Abouheif *et al.*, 1998) para los que el ARN 18S no sólo no es útil para la reconstrucción filogenética entre los *phyla* de Metazoa, sino que las politomías que aparecen no son evidencia de la explosión cámbrica (Giribet *et al.*, 1996; Garey *et al.*, 1996; Garey y Schmidt-Rhaesa, 1998). El análisis de ADNr (Garey *et al.*, 1996) mostró que los tardígrados eran miembros de un clado que incluía a artrópodos y priapulidos, lo que quizá explicaría por qué los tardígrados tienen caracteres de ambos grupos. Un problema añadido es que en muchos de estos trabajos no se incluye todos los *phyla* involucrados (Dewel y Dewel, 1997), como por ejemplo Onychophora, en el trabajo de Giribet *et al.*

(1996). De hecho, muchos son los trabajos que relacionan a Arthropoda, Tardigrada y Onychophora en un mismo clado, Panarthropoda, aunque las relaciones entre ellos no parecen estar resueltas (Peterson y Eernisse, 2001). Hay estudios en los que Arthropoda y Onychophora son grupos hermanos, siendo Tardigrada el grupo basal de Panarthropoda (Peterson y Eernisse, 2001). Otros trabajos presentan a Arthropoda y Tardigrada como grupos hermanos, siendo Onychophora el grupo basal (Giribet *et al.*, 1996; Garey *et al.*, 1996; Garey y Schmidt-Rhaesa, 1998; Zrzavy *et al.*, 1998). Finalmente, otros autores ubican a Tardigrada y Onychophora como grupos hermanos y a Arthropoda como grupo basal (Giribet y Ribera, 2000). Es decir, prácticamente todas las posibles combinaciones han sido propuestas.

Tradicionalmente la división de los animales bilaterales se ha venido realizando según el grado de desarrollo del celoma, creándose tres grupos: Acelomados, Pseudocelomados y Celomados (que está formado por Protostomos, Deuterostomos y Lophophorados; Figura 2.8.2.A). Sin embargo, la inclusión de diversos estudios moleculares (secuencias de ADNr, secuencias de genes *hox*, etc.) dio lugar a que esta última división se realizara según el tipo de división celular de la blástula, formándose dos grupos: Deuterostomos y Protostomos, que incluye a su vez dos clados, Ecdysozoa y Lophotrochozoa (Figura 2.8.2.C) (los protóstomos tienen la división celular de la blástula en espiral, a partir del eje polar, mientras que los deuteróstomos tienen división paralela o perpendicular a dicho eje) (Adoutte *et al.*, 2000). Este cambio ha provocado un giro en la interpretación de la evolución de los animales bilaterales, ya que, por un lado, supone que el celoma se ha desarrollado en diversas líneas evolutivas y, por otro lado, se ha abandonado la idea de reconstruir la morfología actual de estos animales mediante un aumento de la complejidad morfológica, a partir de la anatomía de líneas actuales “primitivas” (Adoutte *et al.*, 2000). Así, los grupos menos complejos se habrían simplificado de forma secundaria, tanto a nivel morfológico como molecular (Adoutte *et al.*, 2000).

El clado Ecdysozoa fue creado por Aguinaldo *et al.* (1997), a partir del estudio de unas secuencias de ADNr. Ecdysozoa está formado por aquellos grupos que mudan la cutícula: Nematoda, Nematomorpha, Panarthropoda (Arthropoda, Tardigrada y Onychophora) y Cephalorhyncha (Kynorhyncha, Priapulida y Loricifera), siendo su grupo hermano Lophotrochozoa (animales con lofóforo como sistema de alimentación y larva trocófora), que integraría a: Bryozoa, Entoprocta, Platyhelminthes, Pogonophora,

Brachiopoda, Nemertea, Annelida, Echiura, Mollusca, Sipunculida, Gnathostomulida y Rotifera (Adoutte *et al.*, 2000). La existencia del *superphylum* Ecdysozoa se ha corroborado mediante el análisis de la secuencia completa del ADNr 18S (Aguinaldo *et al.*, 1997), los genes *hox* (de Rosa *et al.*, 1999) y los genes de elongación del factor 1- α (EF1a) (Garey y Schmidt-Rhaesa, 1998). Entre las evidencias que soportan la existencia del clado Ecdysozoa está la propia complejidad del proceso de la muda, que implica la expresión de muchos genes; en concreto la presencia de un tipo de genes *hox* que sólo se encontraría en Ecdysozoa (Garey, 2001). Las críticas respecto a la existencia del clado Ecdysozoa se centran en el uso de las secuencias de genes de *Caenorhabditis elegans* y otros nematodos rhabdíticos (Zrzavy *et al.*, 1998; Hausdorff, 2000). Si se utilizan secuencias de evolución rápida de nematodos en el alineamiento, éstos aparecen como base de los animales tripoblásticos; pero si se utilizan secuencias de evolución lenta de nematodos en el alineamiento, aparecen cerca de los artrópodos; y si se utilizan ambos tipos de secuencias, los resultados varían según la calidad del alineamiento (Garey, 2001). Una solución (Nei y Kumar, 2000) podría ser comparar las distancias evolutivas del grupo externo con cada taxón del grupo interno y determinar si esas distancias son estadísticamente iguales; el problema de esta solución reside en qué grupo externo se selecciona (Garey, 2001). En todo caso, la creación del clado Ecdysozoa permite interpretar algunos caracteres de forma más convincente, respecto a como se había hecho hasta ahora. Así, por ejemplo, explicaría la presencia en Tardigrada de una faringe succionadora, muscular y trirradiada, cuyo diseño recuerda mucho a la de los artrópodos (Aguinaldo *et al.*, 1998); también, permitiría explicar el pequeño tamaño de los tardígrados, no por un proceso de miniaturización, sino como una condición inicial del grupo (Schmidt-Rhaesa, 2001).

2.8.2.- Relaciones filogenéticas dentro del *phylum*

Las hipótesis filogenéticas actuales acerca de las relaciones internas en Tardigrada afirman que los representantes limnoterrestres de los heterotardígrados y los eutardígrados derivan de los heterotardígrados marinos primitivos (Renaud-Mornant, 1982; Bertolani *et al.*, 1996). Algunos de los heterotardígrados marinos primitivos habrían abandonado este medio, probablemente durante el Paleozoico temprano (Kristensen, 1987), y colonizado tanto ambientes dulceacuícolas, como terrestres, dando origen a: i) nuevas familias de heterotardígrados (Carphaniidae, Oreellidae y Echiniscidae;

Rebecchi *et al.*, 2000b), ii) a los mesotardígrados y iii) a los eutardígrados (Rebecchi y Bertolani, 1994).

Estos posibles cambios de hábitat no parecen haber alterado la organización general del cuerpo de los tardígrados, que se mantiene prácticamente igual en todos los grupos, ni los órganos internos [salvo la aparición de los túbulos de Malpighio, en mesotardígrados y eutardígrados, y de las glándulas excretoras, en un grupo de heterotardígrados terrestres, la familia Echiniscidae (Dewel *et al.*, 1992; Rebecchi *et al.*, 2000 b)], ni el tamaño corporal, ni el número de células, ni el tamaño pequeño del genoma o su uniforme conjunto de cromosomas (probablemente relacionado con la alta especialización del *phylum*, Garagna *et al.*, 1996; Rebecchi *et al.*, 2000b). Sin embargo, la forma del cuerpo es más variable en las especies marinas que en las limnoterrestres, dando lugar a una mayor diversidad entre los taxones marinos (Pilato, 1979). Los datos embriológicos, que son cuestionables (Marcus, 1929; Pollock, 1975; Nelson, 1982; Bertolani, 1989), y el registro fósil del Cretácico (Cooper, 1964) y del Cuaternario (Durante y Maucci, 1972) no ayudan a determinar las relaciones en las categorías taxonómicas problemáticas (Dewel y Dewel, 1997).

A pesar de lo indicado en el párrafo anterior, la vida fuera del mar ha influido sobre las estrategias reproductoras de los tardígrados y ha generado los distintos tipos de criptobiosis (Crowe, 1975), lo que a su vez puede haber actuado sobre las distintas estrategias reproductoras. En los ambientes marinos, todos los tardígrados son anfigméticos, es decir, tienen verdadera reproducción sexual, con unión de dos gametos de dos progenitores distintos (Rebecchi *et al.*, 2000b). El cambio del medio marino a otros medios con mayor inestabilidad, como los terrestres y los dulceacuícolas, debió provocar la aparición y difusión de la partenogénesis, aunque la anfigmixis también se ha mantenido en estos ambientes, probablemente como reservorio o potenciadora de variabilidad genética (Rebecchi *et al.*, 2000b). La evolución de la partenogénesis puede ser, por tanto, correlacionada con la evolución de la criptobiosis y la colonización de los hábitats terrestres (Pilato, 1979; Rebecchi y Bertolani, 1988; Bertolani *et al.*, 1990; Wright *et al.*, 1992; Bertolani, 2001). De esta manera, evitando los mecanismos anfigméticos, el individuo puede facilitar la colonización de un nuevo territorio. De hecho, hay varias familias de Eutardigrada que presentan morfoespecies con citotipos anfigméticos y partenogénéticos (Bertolani, 2001). En resumen, la presencia de dos sexos separados tiene la ventaja de garantizar la recombinación de genes y con ello la variabilidad genética, mientras que en la partenogénesis el sistema de propagación es más eficaz, aunque la variabilidad gené-

II. INTRODUCCIÓN AL PHYLUM TARDIGRADA

tica es escasa (Bertolani, 1987). El hermafroditismo, por otro lado, se considera derivado, ya que está prácticamente ausente en los tardígrados marinos, donde principalmente se produce anfigimixis. De hecho, sólo se ha citado un caso (Kristensen, comunicación personal en Bertolani, 1987). Sin embargo, esta forma de reproducción está presente en casi todas las familias de eutardígrados y en diferentes hábitats: musgos, líquenes, hojarasca, césped y agua dulce (Bertolani, 1987).

Las dos grandes clases dentro del *phylum*, Heterotardigrada y Eutardigrada, están bien establecidas mediante caracteres morfológicos (Ramazzotti y Maucci, 1983; Nelson, 1991a; Kinchin, 1994). Los heterotardígrados incluyen especies marinas y limnoterrestres armadas y son considerados el grupo ancestral, con gran representación de caracteres plesiomorfos en las especies marinas (Garey *et al.*, 1999), mientras que los eutardígrados, no armados, tienen representantes dulceacuícolas y terrestres, con algún taxón marino, probablemente adaptado de forma secundaria (por ejemplo, el género *Halobiotus* perteneciente a la familia Hypsibiidae). Sin embargo, hay caracteres que tradicionalmente se han usado para diferenciar ambas clases aún no siendo caracteres homólogos. Por ejemplo, los placoides (macroplacoides, microplacoides, apófisis) no parecen ser estructuras homólogas en una y otra clase, ya que su posición es distinta, su estructura anatómica y su ultraestructura son diferentes y, además, porque difieren en su función (Eibye-Jacobsen, 2001). En cualquier caso, habrá que esperar al estudio de estas estructuras en más especies, ya que el estudio de Eibye-Jacobsen generaliza a partir del análisis de, tan sólo, dos especies.

Otro tipo de caracteres que se utiliza para comparar de la categoría taxonómica de *phylum* (en Tardigrada y en otros grupos animales) son las características del gameto masculino (Guidi y Rebecchi, 1996). Existe un elevado grado de especialización en los gametos masculinos de los eutardígrados (considerados derivados; Rebecchi, 2001): poseen espermatozoos con una cabeza que tiene una región helicoidal y una cola, con el ápice formado por un grupo de microtúbulos agrupados en un penacho (Guidi y Rebecchi, 1996). Por el contrario, los gametos masculinos de los heterotardígrados no tienen ni región helicoidal, ni penacho de microtúbulos (Kristensen 1979, 1987; Kristensen y Hallas, 1980). Las características morfológicas de los gametos masculinos también permiten diferenciar dos órdenes de Heterotardigrada, que representan dos tipos de morfología: la de las especies marinas (Arthrotardigrada) y la de las especies terrestres (Echiniscoidea) (Rebecchi, 2001). Sin embargo, la morfología de los gametos masculinos de Eutardigrada no se puede utilizar para diferenciar entre órdenes o familias, ya

que presenta morfologías heterogéneas, que sí pueden servir para distinguir entre los géneros y dentro de ellos (Rebecchi *et al.*, 2000b).

Por otra parte, la morfología de los huevos es un carácter con valor taxonómico entre los géneros (Bertolani *et al.*, 1996). Su evolución podría explicarse por dos sucesos. El primero sería la adquisición de ornamentación en la cáscara a partir de huevos lisos, probablemente cuando se colonizaron los medios limnoterrestres, aunque en este primer paso evolutivo los huevos se seguirían poniendo libres, no dentro de la exuvia. El segundo suceso evolutivo sería el uso de la exuvia para la ovoposición, posible (pero no obligatorio) sólo después de la sincronización de la maduración de los huevos y de la muda (Bertolani *et al.*, 1996).

La filogenia dentro del *phylum* Tardigrada se ha estudiado sobre todo en los representantes marinos de Heterotardigrada, teniendo en cuenta caracteres como el tipo de sistema digestivo, de sistema nervioso, de sistema reproductivo y, en particular, de aparato locomotor (Kristensen y Higgins, 1984; Morone de Lucia *et al.*, 1984; de Zio Grimaldi *et al.*, 1987). Otros caracteres, como el tamaño del cuerpo, el número limitado de células, el número de patas, el número de ganglios ventrales y el tipo de aparato bucofaríngeo, son conservativos dentro de la clase y no ofrecen mucha información filogenética (Rebecchi *et al.*, 2000b). Según estos estudios, Renaudarctidae sería un taxón ancestral, ya que preserva un gran número de caracteres plesiomórficos (Kinchin, 1995), como la ausencia de cirro medio y de dígitos en las patas (Renaud-Mornant, 1987). Kristensen, en su revisión de la familia Echiniscidae (1987), realizó una filogenia “manual” de los géneros de esta familia, basándose en caracteres morfológicos. Posteriormente, uno de sus colaboradores, Jørgensen (1999), realizaría el mismo análisis con el programa de inferencia filogenética, PAUP. Surgieron múltiples diferencias entre ambos estudios. Jørgensen (1999) concluyó: i) que los caracteres del aparato bucofaríngeo presentaban convergencias y múltiples reversiones dentro de Echiniscidae, lo que los invalidaba como caracteres útiles en el estudio filogenético, y ii) que los órganos sensoriales, aunque presentaban varias convergencias, aumentaban la resolución de la filogenia. Ambos trabajos (Kristensen, 1987; Jørgensen, 1999) determinaron como plesiomórficos los siguientes caracteres, al considerar la familia Oreellidae grupo externo de la familia Echiniscidae:

- Presencia de una única placa segmental no pareada.
- Placa intersegmental no dividida en cada segmento.

- Presencia de dos pares de placas ventrales en cada segmento del tronco.
- Cabeza dividida en dos partes, en un segmento grande localizado en la región anterior con *clavae* primarios y cirro A, y un segmento terminal más pequeño con los *clavae* secundarios, cirros internos y externos.
- Presencia de manchas oculares negras, cada una formada por un único gránulo ovoide.
- Cirros con forma de filamento en las posiciones B, C y E.
- Presencia de órganos sensoriales papilosos sólo en el primer y cuarto par de patas.
- Segmentos de las patas telescópicos, con cuatro uñas en los adultos que se insertan directamente en las patas.
- Uñas con ganchos basales secundarios en las uñas internas.
- Aparato bucofaríngeo corto y tubo bucal rígido.
- Estiletes y soporte de los estiletes grandes.
- Bulbo faríngeo trilobulado con placoides, que pierde el revestimiento cuticular externo.
- Presencia de un par de vesículas seminales complejas en las hembras.

Dentro de la clase Eutardigrada, Schuster *et al.* erigieron, en 1980, dos órdenes, aunque Pilato (1982) mostró su desacuerdo respecto a esta división y a los caracteres que utilizaron para ello. Uno de los órdenes, Apochela (*apo*: separadas; *chela*: uñas), está constituido por una sola familia, Milnesiidae, que presenta las ramas principal y secundaria de las diplouñas separadas. Este orden se considera el más primitivo dentro de Eutardigrada (Garey *et al.*, 1999), aunque no existen análisis cladísticos que lo corroboren o refuten. La familia Milnesiidae está compuesta por 3 géneros:

- *Milnesium*, género cosmopolita (McInnes, 1994) que incluye 4 especies.
- *Limmenius*, género raro monotípico, que sólo se ha encontrado en Nueva Zelanda (Horning *et al.*, 1978) y en Australia (Garey *et al.*, 1999).
- *Milnesioides*, un género también monotípico y australiano (Claxton, 1999).

El otro orden que crearon Schuster *et al.* (1980a) dentro de Eutardigrada, Parachela (*para*: cerca o junto a; *chela*: uñas), incluye a los tardígrados en los que las ramas principal y secundaria de las diplouñas están en contacto. Este orden incluye las familias más numerosas de Eutardigrada, Macrobiotidae e Hypsibiidae, así como otras familias menos comunes, como por ejemplo Calohypsibiidae y Necopinatidae (Kinchin, 1994).

Finalmente, los caracteres que se utilizan para reconocer afinidades entre los géneros de las familias de Eutardigrada son las estructuras de las uñas y el aparato bucofaríngeo (Pilato, 1982). Se trata de estructuras relacionadas con dos funciones primordiales, el movimiento y la alimentación, aunque no parece existir una relación única entre el tipo de uña y el tipo de aparato bucofaríngeo (Pilato, 1969). Por ello, dependiendo de a qué estructura se le dé más importancia, varían las relaciones propuestas entre ciertos géneros. Por un lado, Schuster *et al.* (1980a) defienden que las características del aparato bucofaríngeo prevalecen sobre las de las uñas por la simplicidad que presentan éstas. Por otro lado, para Pilato (1982b) la información filogenética de una estructura no depende de su complejidad; de hecho, el aparato bucofaríngeo es una estructura que por su complejidad permitiría una gran variedad de formas, resultado de su radiación adaptativa, lo que podría dar lugar a fenómenos de convergencia, a diferencia de las uñas que se habrían modificado menos en el curso de la evolución.

III. OBJETIVOS

III. OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo es actualizar el conocimiento que se tiene de los tardígrados de la Sierra de Guadarrama, así como realizar una de las primeras aproximaciones tanto a las relaciones filogenéticas como a la diversidad del grupo.

En el aspecto taxonómico de este trabajo se han planteado los siguientes objetivos:

- Realizar una descripción morfológica general y detallada de las especies que se encuentren en la Sierra de Guadarrama, que pueda ser utilizada como obra de consulta.
- Estudiar y describir la variabilidad poblacional que aparezca entre los ejemplares colectados de cada especie, así como su distribución.

Respecto al estudio filogenético, los objetivos son:

- Realizar la primera, o una de las primeras, aproximación filogenética computerizada a las relaciones entre las familias del *phylum* Tardigrada y los géneros de la clase Eutardigrada.
- Aportar una propuesta sobre las relaciones filogenéticas de las especies ibéricas de la clase Eutardigrada.
- Cotejar las inferencias obtenidas al analizar la clase Eutardigrada, a partir del examen de los caracteres de los géneros y del realizado sobre las especies.

Finalmente, en cuanto al estudio de la biodiversidad:

- Realizar una primera aproximación a los patrones de biodiversidad de los tardígrados, en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama, con las variables abióticas estudiadas.
- Así mismo, tratar de determinar qué grado de influencia tienen, sobre los índices de diversidad, las variables puntuales frente a las anuales, medidas en una escala geográfica mayor.

IV. MATERIAL Y MÉTODOS

IV. MATERIAL Y MÉTODOS

En este apartado se van a detallar, tanto la metodología utilizada en el campo y en el laboratorio para la obtención e identificación de los tardígrados, como aquella utilizada en los diferentes análisis de los datos obtenidos.

4.1.- DISEÑO DE MUESTREO

La zona seleccionada y la metodología empleada en el campo requieren una descripción detallada. En primer lugar, se va a describir la zona seleccionada para este estudio. Después se va a especificar la metodología aplicada para localizar los puntos de muestreo, considerada la más adecuada para estudiar la biodiversidad del *phylum* Tardigrada en la Sierra de Guadarrama (Madrid).

4.1.1.- Zona de estudio

El relieve de la Comunidad de Madrid se puede clasificar según dos grandes unidades fisiográficas (Pedraza, 1987): la Sierra y las llanuras. Este estudio se centra en la Sierra, por contener numerosos hábitats y sustratos adecuados para la vida de los tardígrados.

La Sierra de la Comunidad de Madrid es difícil de delimitar precisamente, pero podría quedar definida por un amplio territorio de dirección nordeste-noroeste, que comprende la vertiente meridional de la Sierra de Guadarrama, en toda su extensión, más una pequeña porción de Somosierra, situada en el extremo oriental (Pedraza, 1987).

La litología de la Sierra pertenece mayoritariamente a materiales antiguos del Paleozoico, que constituyen los suelos silíceos. El granito aflora en el área más occidental de la Comunidad (Monturiol, 1987). El gneis destaca por la gran extensión que ocupa en la Sierra; muchas veces es difícil precisar dónde finalizan los granitos y dónde comienzan los gneises (Monturiol, 1987). Otros materiales paleozoicos presentes en la Sierra son las pizarras y las micacitas. La presencia de calizas se restringe a pequeñas áreas que se interpretan como vestigios de lo que fue una gran extensión calcárea, actualmente erosionada o parcialmente sepultada por los sedimentos del Cenozoico. Estas calizas ofrecen un importante contrapunto de diversidad paisajística (Monturiol, 1987). Finalmente, cabe mencionar los sedimentos del Cenozoico, representados por margas, arcillas, arenas y conglomerados, que están íntimamente relacionados con los afloramientos cretácicos (Monturiol, 1987).

La Comunidad de Madrid se encuentra ubicada en la región mediterránea (Rivas e Izco, 1987), presentando características tanto del clima mediterráneo como del continental y de la mezcla de ambos (Nicolás, 1987).

En la Sierra se diferencian cuatro pisos bioclimáticos (Rivas-Martínez, 1982), definidos por las asociaciones vegetales y la altitud: i) piso mesomediterráneo, se encuentra entre los 900 y los 1.000 m de altitud y está representado por encinares, jarales, matorrales xerófilos y pastizales; ii) piso supramediterráneo, que abarca desde la altitud máxima del piso anterior hasta los 1.650-1.750 m; en él se pueden encontrar encinares, robledales con o sin la presencia de *Pinus sylvestris*, acebo, hayas, *Pinus pinaster*, sabina y especies arbustivas en las cotas más altas; iii) piso oromediterráneo, localizado entre los 1.650-1.750 m y los 2.000-2.100 m, se caracteriza por la presencia de *Pinus sylvestris*, en las cotas más bajas, y piornos junto a sabinas; y iv) piso criomediterráneo, que se encuentra a partir de los 2.000-2.100 m y está representado por piornos, *Pinus sylvestris* y herbazales.

4.1.2.- Selección de los puntos de muestreo

La zona concreta del estudio se ha delimitado, arbitrariamente, entre el Embalse de la Jarosa al oeste, Torrelaguna al este, el Puerto de Somosierra al norte y San Agustín de Guadalix - Colmenar Viejo al sur. La selección de los puntos de muestreo se ha realizado mediante pseudoazar, utilizando un mapa de la zona a escala 1:100.000. La zona delimitada se ha dividido en 25 cuadrículas de 10 km de lado y se han seleccionado 3 puntos de muestreo en cada una de las cuadrículas, para tratar de estudiar la máxima diversidad paisajística dentro del área. Los puntos de muestreo dentro de cada cuadrícula se han determinado según un protocolo (Figura 4.1.1), diseñado para maximizar la diversidad de hábitats y sustratos. En los distintos pasos de este protocolo se han utilizado números obtenidos al azar. Para ello, se ha llevado a cabo en el laboratorio un sorteo, que para números entre 1 y 6 se ha realizado con un dado y cuando se superaban los 6 números, con un programa de ordenador diseñado para tal efecto (Tabla 4.1.1.). El azar que produce un programa de ordenador es cuestionable a partir de 1000 aleatorizaciones, muy por encima de las calculadas para este protocolo. Dichos números se han llevado al campo en tablas donde se especificaba cada número a qué punto de muestreo, a qué muestra y a qué etapa del protocolo correspondía; de esta manera se ha tratado de aumentar la eficacia de trabajo en el campo, disminuyendo el tiempo invertido en las etapas de muestreo.

Tabla 4.1.1: Programa de ordenador en Basic con el que se obtuvieron los números al azar para el diseño de muestreo.

```

5 'AZAR.BAS
6'
10 DIM F$(20),N(20),DO$(20),DI$(20),D2$(20),D3$(20)
12 DIM DI(20),D2(20),D3(20),D4$(20),D(300,15)
20 VR$="19/4/01, 20:51
30 ZD$="a:\ "
70 LN$="azar" : LA=O: D$=LN$
80 cls: N=O: NO=O: NC=10: NCxN(K)= no. de "tiradas"
90 'DO$(1),DI$(1),D2$(1),D3$(1),DI(1),D2(1),D3(1),D4$(1)
110 'DI=I: DF=10 'Numeros inicial y final
210 RANDOMIZE (TIMER)
510 PRINT "Nombre del fch. dir: " D$:PRINT
520 PRINT "ENT= SI, Otra tecla= DAR nombre"
530 L$=INKEY$: IF L$=n " THEN 530 ELSE EZ=ASC (L$ )
540 IF EZ<>13 THEN LOCATE 1,22:INPUT "I, D$
610 cls:PRINT: INPUT "DAR no. inicial ",DI 620 INPUT nDAR no. final " , DF
1010 NO=NO+1: K=NO: N(K)= 10':cls
1020 PRINT nSerie ";D$; II No.n; NO
1025 FOR I=1 TO N(K) : N=N+I
1030 FOR J=1 TO NC
1040 D(N,J)=INT(RND*(DF-DI+I)+DI)
1050 PRINT USING I'### "; D(N,J);
1060 NEXT J
1070 PRINT
1090 NEXT I
1950 LOCATE 24,1: PRINT"PULSE una tecla para otro caso 0= FIN";
1960 L$=INKEY$ : IF L$="" THEN 1960
1990 IF L$<>"On THEN 510
7710 OPEN no", #1, ZD$+D$
7715 NM=N: N=O
7720 WRITE #1, "2n, DATE$,NO,NM,NC, DI, D2$, D3$, DI, D2, D3, D4$
7730 FOR K=1 TO No
7735 WRITE #1,DATE$,N(K),DO$(K),DI$(K),D2$(K),D3$(K),DI(K),D2(K),D3(K),D4$(K)
7740 FOR I=1 TO N(K) :N=N+I
7745 FOR J=1 TO NC:PRINT #1,USING "### n;D(N,J) ;
7750 NEXT J:PRINT #1, ""
7760 NEXT I,K
7790 CLOSE #1: END
9990 LOAD"c:\programs\gw\azar.asc

```

Volviendo al protocolo, éste consistió en los siguientes pasos:

- 1º.- En el laboratorio, sobre el mapa, se numeran las carreteras de cada cuadrícula y se elige al azar cuál de ellas se va a seguir.
- 2º.- El número de kilómetros a recorrer en esa carretera para llegar al punto de muestreo se determina de nuevo al azar sorteando un número entre 0 (tomar la muestra justo en el borde ficticio de la cuadrícula) y 20 Km (número máximo de kilómetros a recorrer en la cuadrícula, de forma que sea máximo el espacio muestreado y mínimo el tiempo invertido en llegar al punto de muestreo). Cuando la carretera que se está siguiendo se cruza con otra, se sortea qué dirección seguir (Norte, Sur, Este u Oeste). Se actúa de esta forma hasta agotar el total de kilómetros a recorrer.
- 3º.- Una vez recorridos el número de kilómetros obtenidos en el paso 2, se sortea una dirección (Norte, Sur, Este u Oeste) en la que se caminará en el campo.

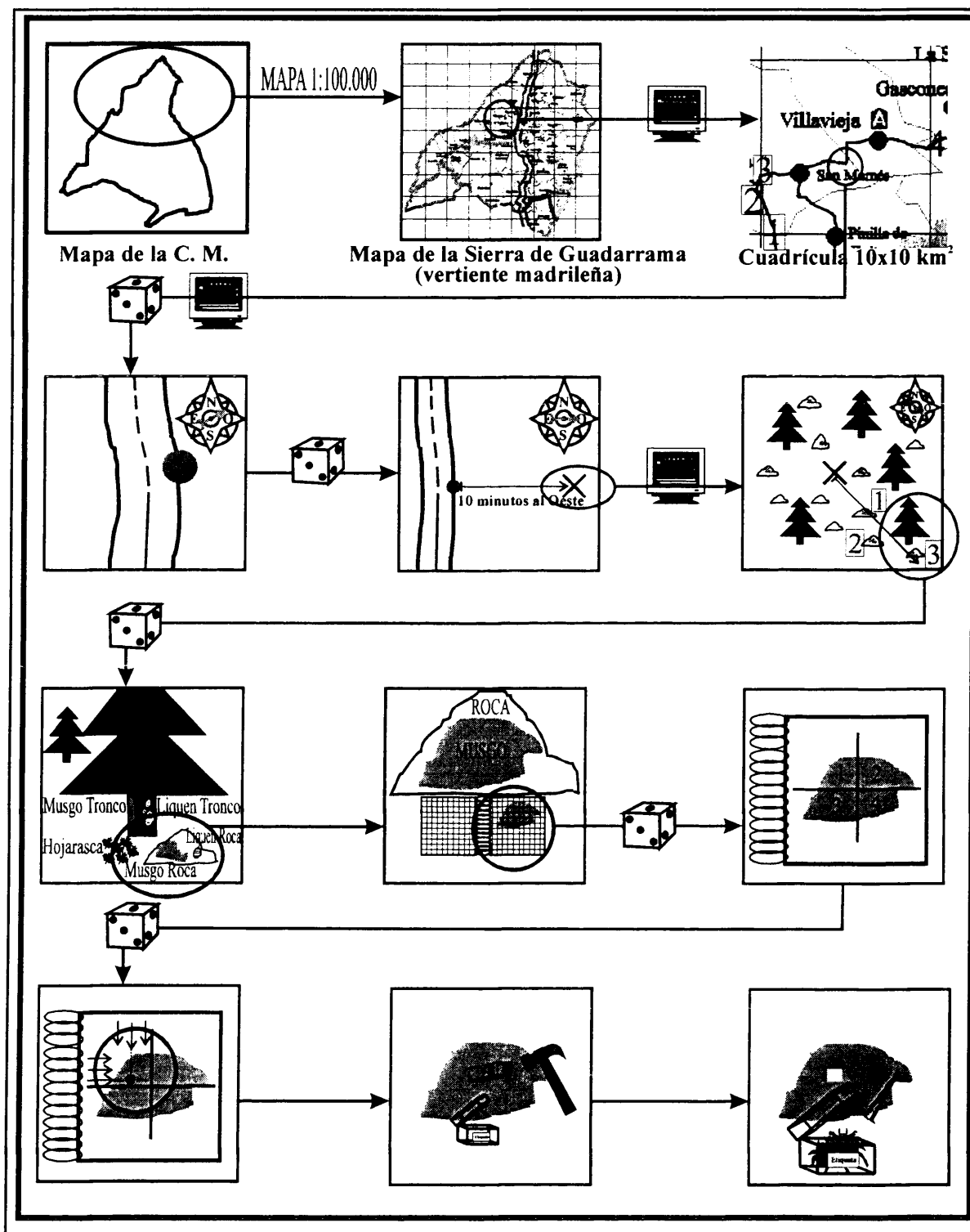


Figura 4.1.1: Esquema del protocolo de muestreo en el campo desarrollado para este trabajo.

-
- 4°.- A continuación se determina cuánta distancia hay que recorrer en la dirección obtenida en el paso 3. Para ello, se elige al azar un número entre 0 y 10, que representa a ser los minutos que se va a caminar. El límite máximo de tiempo caminando, 10 minutos, supone más o menos 1 kilómetro, lo que permite abrir el campo de trabajo (y alejarse de la carretera), pero no implica una inversión de tiempo excesiva.
- 5°.- Una vez que se haya caminado los minutos obtenidos en el paso 4, se selecciona un primer punto de muestreo y un primer hábitat y sustrato, musgo de roca (denominado MR a partir de ahora), que condicionará la selección de los demás hábitats y sustratos. Para esta selección se sortea una dirección (Norte, Sur, Este u Oeste) hacia donde hay que dirigirse en busca de la roca con musgo. A continuación, se elige un número al azar entre 0 y 10, que nos proporcionará el número de la roca con musgo que se va a estudiar de todas las posibles del área donde se ha llegado.
- 6°.- En este paso se determina al azar qué zona del musgo (si el tamaño de éste lo permite) se va a recoger. Para ello se divide, imaginariamente, el musgo en cuatro cuadrantes, se selecciona al azar uno de ellos; dentro del cuadrante, y de nuevo al azar, se elige la zona que se va a recoger. Primero si va a ser a la derecha, a la izquierda o en el centro, y luego si va a ser arriba, abajo o en el centro.
- 7°.- Basándose la bibliografía relativa a los tardígrados, además de en musgo de roca (hábitat más frecuentemente estudiado), los tardígrados se pueden encontrar en liquen de roca (denominado LR a partir de ahora), en musgo de tronco (que se denominará MT), en liquen de tronco (LT) y en la hojarasca acumulada en el suelo (a la que se abreviará como H). El LR que se va a muestrear será aquél que esté lo más cerca posible del MR seleccionado con el protocolo especificado (Figura 4.1.1). Para determinar de dónde se van a recoger las muestras de los otros hábitats y sustratos, se busca el árbol (o el matorral en caso de que no haya árboles) más cercano al MR obtenido. Se elige (con el dado) una dirección al azar (Norte, Sur, Este u Oeste) y en ese tronco y en esa dirección se recogen el musgo y el liquen de tronco (Figura 4.1.1), siempre que ello sea posible. La hojarasca se recoge lo más cerca posible de estas dos últimas muestras.
-

8°.- Los otros dos puntos de muestreo de la cuadrícula se eligen: primero, seleccionando al azar un tipo de vegetación de entre los que hay en la cuadrícula (según el mapa 1:100.000 que se ha consultado) y que no sea el mismo del punto de muestreo ya establecido y, segundo, se repiten los pasos del protocolo que se ha descrito para seleccionar una nueva roca con musgo para cada punto de muestreo.

Las muestras se han recogido en dos épocas del año: en primavera y en otoño. La elección de estas dos épocas se ha realizado en base a información bibliográfica. Según estos datos, se dan como máximo dos picos de abundancia, uno en primavera y otro en otoño, y de ahí nuestra elección. Las campañas de muestreo se han realizado desde mediados de abril de 2001 hasta finales de mayo de 2001, y desde finales de septiembre de 2001 hasta finales de noviembre de 2001. Los muestreos de ambas épocas del año se han efectuado después de las primeras lluvias para permitir que las poblaciones de tardígrados se activaran, pero dando un margen de 24 horas sin llover entre el último día de lluvia y el día de muestreo. Cuatro puntos de muestreo -tres del Parque Regional de Peñalara y uno en el Puerto de la Morcuera (puntos 5.1, 5.2, 5.3 y 7.1, respectivamente; Tabla 4.1.2)- no pudieron ser muestreados en otoño de 2001 ya que una ola temprana de frío y nieve cubrió las cumbres e hizo impracticable el muestreo, y por ello fueron muestreados a finales de septiembre de 2002. La codificación de cada muestra en cada época del año se realiza añadiendo al código de la muestra antes explicado (MR, LR, MT, LT, H) una "P" para primavera y una "O" para otoño:

<u>Primavera</u>		<u>Otoño</u>
MRP	musgo de roca	MRO
LRP	liquen de roca	LRO
MTP	musgo de tronco	MTO
LTP	liquen de tronco	LTO
HP	hojarasca	HO

A continuación se resume el trabajo realizado en el campo para este estudio:

- Se han estudiado 24 cuadrículas (Figuras 4.1.2 y 4.1.3). La cuadrícula número 14 (Figura 4.1.2) no se ha muestreado por la inaccesibilidad de sus carreteras y la pequeña superficie que contiene. La numeración de las cuadrículas se ha dado de abajo hacia arriba, excepto las cuadrículas 21, 22, 24 y 25 que se ha realizado de arriba hacia abajo (Figura 4.1.2).

Tabla 4.1.2: Puntos de muestreo (PTO) obtenidos en el sorteo con sus coordenadas UTM correspondientes, los hábitats y sustratos estudiados (+ = estudiado; - = no estudiado; sombreado = ese hábitat y sustrato no estaba presente en ese punto de muestreo; si sólo falta en una de las épocas del año, se especifica con O para otoño o con P para primavera), su altitud (en metros) (ALT) y el tipo de vegetación estudiado. H = hojarasca; MR = musgo de roca; LR = líquen de roca; MT = musgo de tronco; LT = líquen de tronco.

PTO	LOCALIDAD	UTM		ALT
1.1.	Embalse de la Jarosa	30T0405074	4503305	1100
1.2.	Los Molinos	30T0408747	4508333	1080
1.3.	Los Molinos	30T0408621	45072201	1020
2.1.	M-966 Km 1/2	30T0409955	4511632	1200
2.2.	Los Camparratos, a las afueras de Cercedilla	30T0400989	4510268	1180
2.3.	M-966 Km 2/3, al final donde aparece un cartel de "calle cortada"; cerca del aparcamiento Majavizán	30T0409962	4514249	1400
3.1.	M-609, cerca de Becerril de la Sierra	30T0418705	4507089	1020
3.2.	M-601, cerca del pueblo de Navacerrada	30T0415046	4507352	1180
3.3.	M-601 Km 5/6; pasada la desviación de Collado Mediano ("Residencia Canina")	30T0414691	4504440	1160
4.1.	M-604 cerca del hito kilométrico 40, cerca del Puerto de Cotos	30T0419895	4519692	1720
4.2.	M-601, camino forestal al lado de la estación biológica "El Ventorrillo"	30T0414036	4512512	1500
4.3.	Carretera a los Camorritos	30T0410875	4511586	1240
5.1.	Parque Regional de Peñalara	30T0419977	4520916	1920
5.2.	Parque Regional de Peñalara	30T0419517	4521376	2020
5.3.	Parque Regional de Peñalara	30T0419678	4522186	2240
6.1.	Carretera secundaria desde El Boalo a la M-607	30T0421842	4507133	940
6.2.	M-607 Km 44/45	30T0425612	4504109	920
6.3.	M-608 muy cerca de Manzanares del Real (Área Recreativa)	30T0424663	4507361	960
7.1.	Parque Regional de la Cuenca Alta del Manzanares. La Pedriza. A 15 minutos andando desde el parking	30T0424921	4511999	1040
7.2.	Puerto de la Morcuera, M-611	30T0428818	4523346	1640
7.3.	Parque Regional de la Cuenca Alta del Manzanares. La Pedriza. Cerca de la Senda de Quebrantaherraduras	30T0424219	4509535	960
8.1.	M-611 Km 23/24, camino forestal	30T0428743	4525608	1480
8.2.	M-604 Km 27/28, vía pecuaria al lado del hotel El Paular	30T0425098	4527031	1180
8.3.	M-604 Km 34/35	30T0423927	4521102	1440
9.1.	M-604 Km 20/21, al lado de la carretera	30T0429715	4531202	1120
9.2.	M-604 Km 22/23, camino que hay hacia el Norte	30T0429195	4530946	1120
9.3.	M-604 Km 23/24, cerca de la desviación a Outerelo del Valle; camino a la urbanización "Navazos"	30T0427136	4530446	1160
10.1.	M-625 Km 2/3, conjunto de coníferas al lado de la Ermita de Nuestra Señora de los Remedios	30T0435142	4506143	980
10.2.	M-607 Km 39/40, al lado de un puente medieval sobre río Manzanares	30T0430540	4504476	840
10.3.	M-625 Km 6/7, en el borde de una vía pecuaria	30T043789	4508465	980
11.1.	M-611 Km 11/12	30T0433525	4510489	1260
11.2.	M-608 Km 14/15, vía pecuaria	30T0437885	4512612	960
11.3.	M-611 Km 9/10	30T0434152	4519153	1200
12.1.	M-610, vía pecuaria	30T0437017	4521195	1080
12.2.	Puerto de Canencia M-629 Km 7/8	30T0435504	4524770	1600
12.3.	M-629 Km 3/4, parada en la curva justo antes del hito kilométrico 3	30T0435161	4520796	1360

Tabla 4.1.2 (Continuación)

PTO	LOCALIDAD	UTM		ALT
13.1.	M-629 Km 20/21, junto a un puente en vía de ferrocarril	30T0439500	4531983	1120
13.2.	Puerto de Navafria; M-637 Km 7/8	30T0432021	4536661	1520
13.3.	M-604 Km 12/13, junto al embalse La Pinilla	30T0435667	4533269	1060
15.1.	Pista del Canal de Isabel II	30T0447569	4506108	760
15.2.	Atalaya de El Molar, pista de tierra	30T0449563	4508250	840
15.3.	M-104 Km13/14	30T0444785	4504115	740
16.1.	Camino rural de Redueña a Cabanillas	30T0449010	4519466	880
16.2.	M-625 Km 12/13	30T0440726	4512565	900
16.3.	M- 608 Km 4/5, al lado del embalse	30T0443836	4515649	880
17.1.	La Cabrera a las faldas de la sierra, por un sendero que sale del propio pueblo de La Cabrera	30T0448826	4525352	1120
17.2.	M-969 (final de Garganta de los Montes), vía pecuaria con área de esparcimiento	30T0442927	4530236	1180
17.3.	M-610 Km 8/9	30T0442434	4524168	1200
18.1.	M-604 Km 6/7, pasada la urbanización Verruguete en una vía pecuaria	30T0441624	4533508	1040
18.2.	M-126 (Km. 3/4) cerca de Manjirón	30T0449988	4536504	1060
18.3.	Pasado Pinilla de Buitrago (Km 9/10) desvío a la izquierda	30T0441091	4537401	1120
19.1.	M-636 Km 3/4, a 0,5 Km de Gascones, junto a una charca	30T0445333	4540698	1040
19.2.	M-132 Km 0/1, salida de Piñuecar	30T0448682	4542713	1160
19.3.	M-978 Km 3/4, pasada la Acebeda	30T0448433	4548409	1220
20.1.	Robregordo, pista UNO	30T0449993	4552368	1420
20.2.	Carretera de Robregordo a la Acebeda dentro del primer kilómetro, junto a riachuelo	30T0449462	4550421	1240
20.3.	Robregordo (pista del área recreativa)	30T0450100	4552133	1400
21.1.	N-I (antigua carretera) Km 91/92, pasado el pueblo de Somosierra en un coto privado junto a la gasolinera	30T0451428	4554260	1560
21.2.	N-I (antigua carretera). Dehesa Boyal, Robregordo.	30T0449865	4551088	1280
21.3.	N-I (antigua carretera), antes del pueblo de Somosierra, al lado de la carretera	30T0451264	4553185	1400
22.1.	M-141 Km5/6, entre Horcajo y Horcajuelo, el punto más elevado de la loma	30T0452720	4545827	1280
22.2.	M-137 Km 6/7 junto al río Madarquillo, en la Casa de Madarquillo	30T0451167	4542845	1000
22.3.	M-137, a la salida de Montejo, dirección La Hiruela	30T0456366	4546266	1160
23.1.	M-127 Km 13/14; cerca del puente que pasa por encima del embalse El Villar	30T0452938	4533022	920
23.2.	M-135 Km. 26/27. Camino de la "Conducción Este. Depósito La Corta" (CYII), cerca de Serrada de la Fuente	30T0454189	4538511	1060
23.3.	M-127 Km 24/25, a unos 500 m dentro de una vía pecuaria	30T0456046	4534342	1040
24.1.	M-131 Km 6/7	30T0452915	4521442	880
24.2.	Cerca de Cervera de Buitrago. Carretera que rodea el embalse de El Atazar	30T0455252	4529638	880
24.3.	M-133 Km 8/9; cerca de cruce con M-131	30T0454613	4524479	1000
25.1.	M-129, antes de entrar a El Vellón (una carretera que sube)	30T0451180	4513830	920
25.2.	M-129 Km 9	30T0453780	4514359	760
25.3.	M-122 Km 8/9, cerca de El Espartal	30T0455633	4513774	680

Tabla 4.1.2 (Continuación)

PTO	MR	LR	MT	LT	H	VEGETACIÓN
1.1.	+	-	-	-	+	Coníferas (<i>Pinus nigra</i>) con piorno
1.2.	+	+	+	+	+	Robledal
1.3.	+	-	-	-	+	Dehesa con encinas y zarzas
2.1.	+	+		+	+	Hierba rodeada de piornos, tomillo, romero, retama
2.2.	+	-	-	-	+	Bosque de robles con matorrales, piornos y algunas zarzas
2.3.	+	-	-	-	+	Bosque de <i>Pinus sylvestris</i> con algo de césped* en el suelo y algunas zarzas
3.1.	+	+		+	+	Froncosa hoja caduca en prado con zarzas y pastos
3.2.	+	-	-	-	+	Jaral con algunas coníferas, lavándulas y matorral xerófilo
3.3.	+	-	-	-	+	Dehesa con encinas, lavándula, <i>Juniperus communis</i> , zarzas
4.1.	+	-		-	+	Pradera de alta montaña con <i>Pinus nigra</i>
4.2.	+	+	+	+	+	Bosque de <i>Pinus sylvestris</i> con sotobosque de piorno y jara pringosa
4.3.	+	-	-	-	+	Robledal
5.1.	+	+		+	+	Pinar de <i>Pinus sylvestris</i> con retama y <i>Juniperus</i> sp.
5.2.	+	-			+	Pradera parcialmente encharcada con muchas rocas
5.3.	+	-			+	Afloramientos rocosos con <i>Juniperus</i> sp., ranúnculus
6.1.	+	-	-	-	+	Pastizal con encinas, robles y zarzas
6.2.	+	-		-	+	Dehesa con encinas, <i>Juniperus communis</i>
6.3.	+	+	+	+	+	Encinas, <i>Juniperus communis</i> y lavándula
7.1.	+	-			+	Afloramiento rocoso con jara pringosa, lavándula, helecho
7.2.	+	-			+	Pastizal con retamas
7.3.	+	+	+	+	+	Bosque de <i>Pinus pinea</i> con jara pringosa en el sotobosque
8.1.	+	-	-	-	+	Robledal con alguna retama
8.2.	+	+	+	+	+	Froncosas hoja caduca: robles y árboles de ribera del río El Paular
8.3.	+	-	-	-	+	Bosque de <i>Pinus sylvestris</i> y robles con helechos secos
9.1.	+	-			+	Pastizal con hierbas de los bordes de la carretera sin vegetación arbórea
9.2.	+	+	+	+	+	Pradera con frondosas de hoja caduca característica de las zonas de ribera
9.3.	+	-	-	-	+	Pradera con grupos de robles
10.1.	+	+		+	+	<i>Pinus pinea</i> con alguna encina
10.2.	+	-	-	-	+	Encinas, lavándula, <i>Juniperus communis</i> ; más abajo arroyo con vegetación de ribera
10.3.	+	-			+	Tomillo, romero, matorrales xerófilos, una encina y zarzas (hilillo de agua)
11.1.	+	+	+	+	+	<i>Pinus sylvestris</i> rodeados de robles
11.2.	+	-		-	+	Dehesa con encinas, robles y <i>Juniperus communis</i>
11.3.	+	-	-	-	+	Robledal con helechos secos
12.1.	+	+	+	+	+	Robles y frondosas de hoja caduca a los lados de la vía pecuaria con muros
12.2.	+	-	-	-	+	Bosque de <i>Pinus sylvestris</i>
12.3.	+	-	-	-	+	Robledal con jaras
13.1.	+	+	+	+	+	Dehesa con robles, retama, lavándula
13.2.	+	-	-	-	+	Bosque de <i>Pinus sylvestris</i> y robles
13.3.	+	-			+	Dehesa con encinas, robles y <i>Cupressus</i> sp.
15.1.	+	+	+	+	+	Froncosas de <i>Juniperus communis</i> , encinas y retamas
15.2.	+	-			+	Matorral xerófilo con tomillo, retama, <i>Juniperus communis</i>
15.3.	+	-		-	+	Dehesa con encinas
16.1.	+	O		-	+	Piorno, <i>Juniperus communis</i> , matorral xerófilo
16.2.	+	+		+	+	Matorral xerófilo (retama, lavándula, piorno,...), encina, <i>Juniperus communis</i>
16.3.	+	-	O	-	+	Dehesa con muchas encinas y <i>Juniperus comunis</i>
17.1.	+	+		+	+	Jaral (jara pringosa) con afloramientos rocosos, encinas, <i>Juniperus</i> sp. y lavándula
17.2.	+	-	-		+	Pastizal junto a arroyo
17.3.	+	-	-	-	+	Jara, roble, encina, lavándula con afloramientos rocosos
18.1.	+	+	+	+	+	Dehesa con encinas, robles y lavándulas
18.2.	+	-	O	-	+	Dehesa con encinas, lavándula y retama
18.3.	+	-		-	+	Grupos de robles y lavándula al lado de dehesa con encina
19.1.	+	+			+	Pradera con zarzas y una encina
19.2.	+	-		-	+	Bosque de <i>Pinus pinea</i>
19.3.	+	-	-	-	+	Bosque de robles con zarzas y vegetación herbácea
20.1.	+		-	-	+	Bosque de acebo y robles
20.2.	+	+			+	Zarzas, retama, tomillo, robles y vegetación de ribera de un arroyo
20.3.	+	-	-	-	+	Bosque de roble, acebo, piorno, helechos, zarzas

Tabla 4.1.2 (Continuación)

PTO	MR	LR	MT	LT	H	VEGETACIÓN
21.1.	+	-		-	+	Bosque de <i>Pinus sylvestris</i> junto a retamas
21.2.	+	-		-	+	Pastizal con retama y piorno
21.3.	+	+	+	+	+	Agrupación de frondosas de hoja caduca con robles jóvenes junto a pinar de <i>Pinus sylvestris</i>
22.1.	+	-			+	Matorral xerófilo: lavándula y piorno, junto a robles
22.2.	+	+		+	+	Dehesa con encinas
22.3.	+	-	-	-	+	Dehesa con robles
23.1.	+	+		+	+	Pinar replantado (<i>Pinus pinea</i>) rodeado de jaras y alguna encina
23.2.	+	-	0	-	+	Dehesa con encinas y lavándula
23.3.	+	-	-	-	+	Jaral (jara no pringosa)
24.1.	+	-			+	Coníferas (<i>Pinus pinea</i>), jara pringosa, <i>Juniperus communis</i> , tomillo
24.2.	+	-	-	-	+	Alisos, jaras, lavándula, encinas
24.3.	+	+		+	+	Jara pringosa, <i>Juniperus</i> sp, lavándula
25.1.	+	+	+	+	+	Dehesa con encinas (vallado para ganado)
25.2.	+			-	+	<i>Juniperus communis</i>
25.3.	+				+	Retama, tomillo, hierba, rodeado de cultivos de gramíneas

- En cada cuadrícula se han estudiado 3 puntos de muestreo (Figura 4.1.3), lo que supone un total de 72 puntos de muestreo, cuyas localidades, coordenadas UTM y altitudes se muestran en la Tabla 4.1.2.
- En cada uno de los puntos de muestreo se tenía previsto recoger cinco muestras: MR, LR, MT, LT y H en las dos épocas del año. Esto supondría 360 muestras por época del año, es decir, 720 muestras totales. No todas las muestras se han podido recoger porque en algunos puntos de muestreo no había ciertos hábitats y/o sustratos. En la Tabla 4.1.2 se especifica qué muestras han sido recogidas y estudiadas, qué muestras han sido recogidas pero faltan por estudiar ya que suponía una excesiva inversión de tiempo, y qué muestras no se han podido recoger por no existir ese hábitat y/o sustrato en ese punto de muestreo y época del año.
- En el campo se han recogido las siguientes muestras:

	<u>MR</u>	<u>LR</u>	<u>MT</u>	<u>LT</u>	<u>H</u>
<u>Primavera</u>	72	69	43	58	72
<u>Otoño</u>	72	68	40	58	72

Esto hace un total de 624 muestras recogidas (Figura 4.1.3). La diferencia con las 720 muestras que se había previsto recoger (96 muestras) son de los puntos de muestreo donde no había un hábitat y/o sustrato en alguna época del año.

109

ser el de mayor diversidad específica según los datos recolectados en este estudio para musgo de roca. Se han estudiado las siguientes muestras:

	<u>MR</u>	<u>LR</u>	<u>MT</u>	<u>LT</u>	<u>H</u>
<u>Primavera</u>	72	24	13	22	72
<u>Otoño</u>	72	24	13	22	72

Esto supone un total de 406 muestras estudiadas (Figura 4.1.3).

4.2.- METODOLOGÍA EN EL CAMPO

A continuación, se detallará el trabajo realizado en el campo, así como los métodos empleados para recoger las muestras y medir las variables abióticas seleccionadas.

4.2.1.- Técnica de muestreo en el campo

Uno de los grandes problemas a la hora de diseñar el muestreo en el campo ha sido la superficie mínima de sustrato que se debía estudiar, y que constituiría cada muestra. La superficie que se ha estudiado en cada muestra es de 9 cm^2 . Esta superficie se ha elegido como resultado de una simulación con el ordenador, realizada para determinar la superficie mínima representativa, llegando a un compromiso entre esfuerzo y resultados previstos. El procedimiento seguido para esta simulación y los resultados obtenidos se detallan en el apartado Resultados de esta memoria. La simulación se ha llevado a cabo con los datos de un estudio previo. Dicho estudio consistió en estudiar un musgo completo de 729 cm^2 . Se dividió en 75 celdas de 9 cm^2 y se estudiaron los tardígrados de cada una de ellas de forma individual. Así, se decidió que el tamaño ideal de muestra correspondía a 9 cm^2 de sustrato.

Para la recolección de los tardígrados del sustrato (musgo, líquen u hojarasca) se diseñaron unos prismas huecos (de $3 \times 3\text{ cm}$) con cuatro caras de acero inoxidable y con una de sus aristas (la misma en todas ellas) afilada, que se fabricaron en el taller del Instituto de Química-Física “Rocasolano” (CSIC). El prisma que acabamos de describir se pone sobre la superficie de musgo, líquen u hojarasca que se quiere recolectar (Figura 4.1.1) y con un martillo de nailon (para deformar lo menos posible el material del prisma) se clava en el sustrato por las aristas que están afiladas, para delimitar la superficie que hay que recolectar (9 cm^2). A continuación, y con unas pinzas (para evitar llevarse

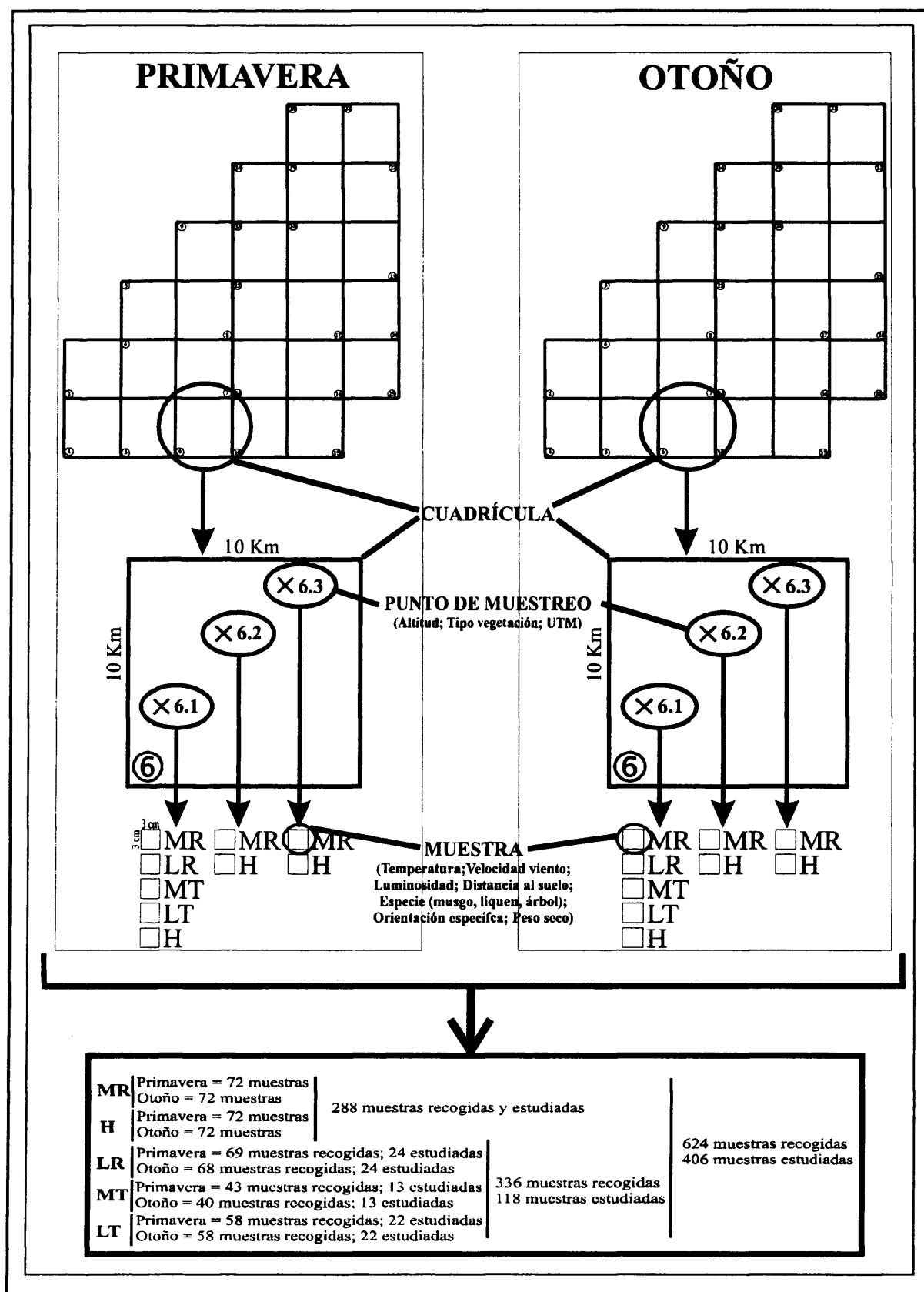


Figura 4.1.3: Esquema de los niveles de trabajo de este estudio. Resumen de las muestras recogidas y estudiadas. MR = musgo de roca; H = hojarasca; LR = liquen de roca; MT = musgo de tronco; LT = liquen de tronco.

con los dedos parte de la fauna), se recoge todo el sustrato que hay dentro del prisma y se guarda en una caja de plástico (Figura 4.1.1) debidamente etiquetada. Esto constituye la unidad de muestreo, la muestra.

4.2.2.- Variables abióticas estudiadas

Las variables abióticas estudiadas en este trabajo se pueden dividir en dos grupos: en uno están aquéllas que caracterizan el punto de muestreo y en el otro están las variables estudiadas en cada muestra. En la Tabla 4.2.1 se muestran las variables abióticas estudiadas, las unidades utilizadas de cada una de ellas, el aparato con que se han medido, si se refiere al punto de muestreo o a la muestra y si se ha medido en el campo o en el laboratorio.

Las variables estudiadas en cada punto de muestreo son:

- Altitud. Medida con un GPS etrex Legend (Garmin) en metros y luego corregida con un mapa 1:100.000 de la zona.
- Coordenadas UTM. "x" e "y" medidas con el mismo GPS que la altitud.
- Tipo de vegetación donde se encuentra el punto de muestreo, detallada en la Tabla 4.1.2.

Las variables estudiadas en cada muestra son:

- Velocidad media del viento. Tomada con un anemómetro SILVA con termómetro que permite medir la velocidad media del viento, en metros/segundo. Para realizar la medición se coloca la hélice cerca del punto donde se ha recolectado la muestra, y se mantiene 30-45 segundos. El error del aparato para la velocidad del viento es de 0,1 m/s.
- Temperatura ambiente. Medida con el anemómetro SILVA en grados centígrados. El error del aparato para la temperatura es de 0,5 °C.
- Luminosidad. Medida con un luxómetro digital ISO-TECH ILM 350 que permite medir la luminosidad en luxes (un lux es el flujo luminoso percibido por una superficie). Puesto que prácticamente todas las medidas de luminosidad superaban el centenar de luxes, en este trabajo estos valores medidos se indican como "x100 luxes". Para realizar la medida se coloca el aparato en el lugar donde se ha tomado la muestra y se espera a que se establece el valor. El error del aparato es de 0,5 luxes.

- Orientación específica de la muestra. Observada con una Brújula SUUNTO. Las direcciones se han agrupado según 9 categorías: norte (N), sur (S), este (E), oeste (O), noroeste (NO), nordeste (NE), sudoeste (SO), sudeste (SE) y paralelo al suelo (P); algunos musgos y líquenes de roca y la hojarasca se han encontrado en el suelo o en la roca pero paralelos al suelo. El error del aparato es de 0,5 grados.
- Distancia desde el suelo hasta la muestra. Tomada con una cinta métrica en centímetros (cm). El error del aparato es de 0,05 cm.
- Para las muestras de musgo y liquen de tronco se ha anotado el tipo de árbol o matorral sobre el que estaban. En el caso de la hojarasca se ha apuntado el tipo de árbol al que pertenecía. En la Tabla 4.1.2 se detallan la vegetación de cada punto de muestreo.
- La determinación específica de los musgos y líquenes ha sido realizada gracias a la colaboración de las Dras. E. Fuertes Lasala y A. R. Burgoz Moreno (del Departamento de Biología Vegetal de la Universidad Complutense de Madrid), respectivamente.

Tabla 4.2.1: Listado de las variables estudiadas. Se especifica el parámetro medido (Parámetro), las unidades que se han utilizado (Unidades), el aparato con que se han medido (Aparato), dónde se han medido (en el punto de muestreo o en la muestra) (Dónde) y el lugar donde se ha efectuado la medida (en el campo o en el laboratorio) (Medido en). - = variable sin unidades; * = GPS etrex Legend (Garmin); ** = Punto de muestreo.

Parámetro	Unidades	Aparato	Dónde	Medido en
Altitud	m	GPS* corregido con Mapa 1:100.000	Punto**	Campo/Laboratorio
Coordenadas UTM	—	GPS*	Punto	Campo
Tipo de vegetación	—	Observación directa	Punto	Campo
Velocidad media viento	m/s	Anemómetro SILVA con termómetro	Muestra	Campo
Temperatura	°C	Anemómetro SILVA con termómetro	Muestra	Campo
Luminosidad	luxes	Luxómetro digital ISO-TECH ILM 350	Muestra	Campo
Orientación específica de la muestra	—	Brújula SUUNTO	Muestra	Campo
Distancia desde la muestra al suelo	cm	Cinta métrica	Muestra	Campo
Especie del árbol	—	Observación directa	Muestra	Campo
Especie del musgo	—	Observación directa	Muestra	Laboratorio
Especie del liquen	—	Observación directa	Muestra	Laboratorio
Peso seco material recogido	g	Balanza de precisión SALTERxF-320	Muestra	Laboratorio

- El material seco (musgo, liquen u hojarasca) estudiado se ha pesado en una balanza de precisión SALTERxF-320 electroscale (Tabla 4.2.1), con un error de 0,001 g.

4.3.- METODOLOGÍA EN EL LABORATORIO

Después de recoger el material del campo (musgo, liquen u hojarasca), se lleva a cabo el proceso de separación de la muestra y la preparación e identificación de los tardígrados en el laboratorio.

4.3.1.- Fijación y separación de las muestras

El material recogido en el campo (musgo, liquen y hojarasca), en cajas etiquetadas, es hidratado con agua destilada (Figura 4.3.1). Se deja en reposo 15 horas (Nelson, com. pers.), ya que éste es un período de tiempo adecuado para que los tardígrados que pudieran encontrarse en criptobiosis “vuelvan a la vida”. Transcurrido ese período de tiempo, se procede al tamizado del material utilizando dos tamices de luz de malla de 1 mm y 80 μ m (Figura 4.3.1). Cuando se estima que el material (musgo, liquen u hojarasca) está limpio de materia orgánica, se escurre para que quede lo más seco posible (siempre encima del tamiz), y después se deja secar entre papeles de periódico a temperatura ambiente (cambiando el papel cuando esté húmedo para evitar que salgan hongos), para su posterior pesaje e identificación taxonómica (Figura 4.3.1). Puesto que siempre se ha recogido una superficie de 3x3 cm, las diferencias de peso seco del material estudiado pueden indicar diferencias respecto a la altura o espesor del musgo, liquen u hojarasca.

La fauna que ha quedado recogida en el tamiz de luz de malla 80 μ m se fija en líquido de Carnoy (alcohol 96°/97° y ácido acético puro, en una proporción de 3:1 respectivamente) durante un mínimo de 24 horas (Figura 4.3.1). La muestra, una vez fijada, debe ser observada bajo la lupa binocular, en este caso Leica MZ8, a 25 aumentos para aislar la fauna presente. Para ello, se vierten pequeñas fracciones de muestra sobre una placa Petri con rayas (separadas entre sí aproximadamente 0,5 cm para asegurarse que se revisa la placa entera) (Figura 4.3.1). Se aíslan todos los especímenes de tardígrados que se encuentren y se separan en un bote con líquido de Carnoy (Figura 4.3.1), tomando nota del número de individuos de cada una de las clases del *phylum* Tardigrada, de cutículas vacías, de cutículas con huevos en su interior y de huevos libres. El líquido

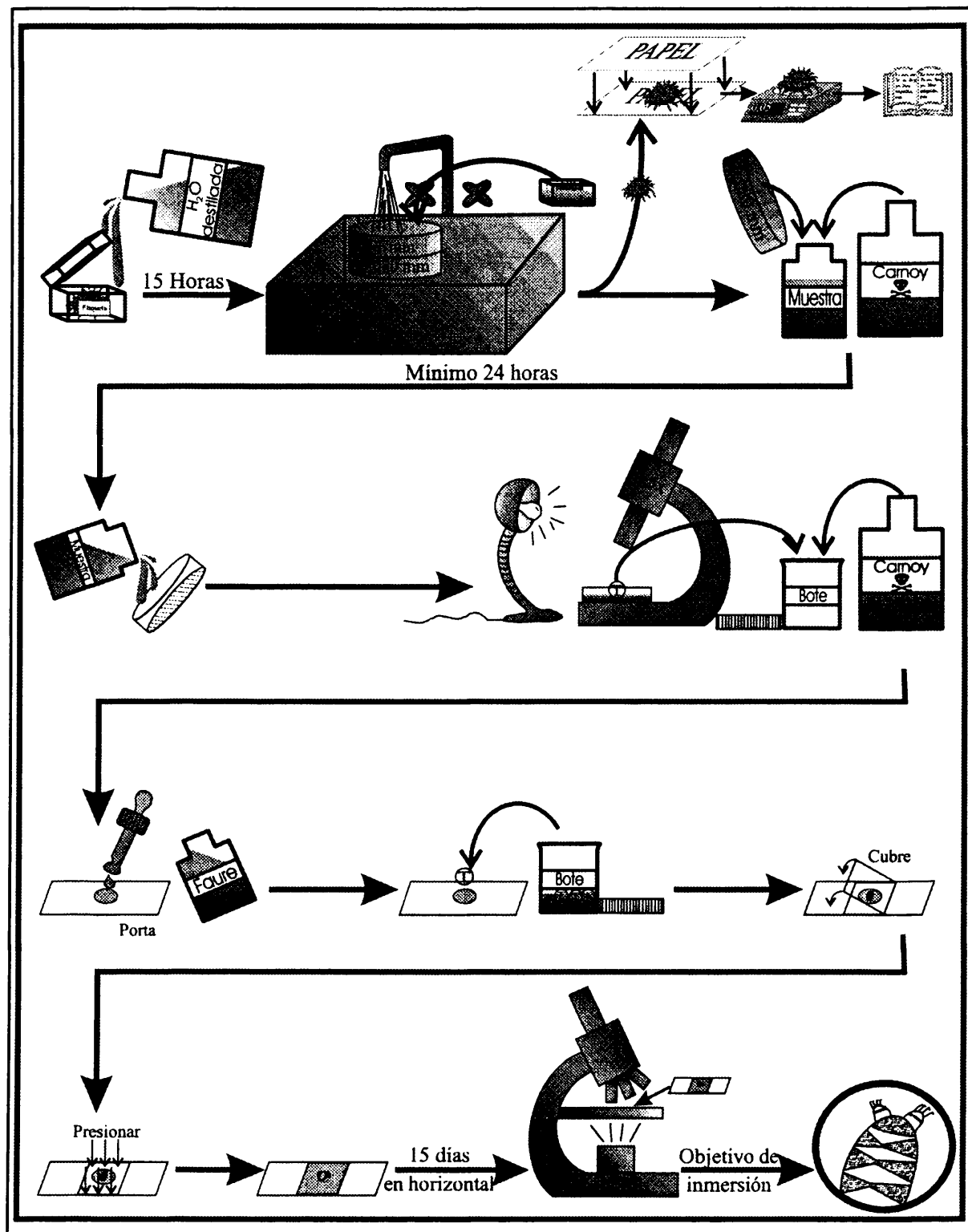


Figura 4.3.1: Esquema del protocolo de lavado, separación y montaje de los tardígrados.

de Carnoy sirve tanto como fijador como conservante (Bertolani, com. pers.). Se toma nota también de la presencia de otros grupos animales: ácaros, arañas, larvas de coleópteros, larvas de dípteros quironómidos, otras larvas de díptero, colémbolos, hormigas, otras larvas de insectos, nematodos, miriápodos, oligoquetos, poliquetos, rotíferos, insectos adultos y moluscos gasterópodos, que constituyen la fauna acompañante habitual de los tardígrados en estos medios.

4.3.2.- Conservación y preparación del material para su observación con el microscopio óptico

La identificación específica de los ejemplares requiere su montaje en preparaciones permanentes, para lo cual se utiliza líquido Faure (200 g de hidrato de cloro, 50 cc de agua destilada, 20 cc de glicerina y 30 g de goma arábica). Esta operación se realiza bajo la lupa binocular (Leica MZ8). Sobre un porta-objetos limpio se pone una gota de líquido de Faure (Figura 4.3.1). Se seleccionan de cada muestra los ejemplares que se van a montar juntos. Se pasan uno a uno a la gota de líquido de Faure preparada en el porta-objetos (se pueden colocar juntos hasta varias decenas de individuos) (Figura 4.3.1). Cada uno de los ejemplares se coloca en la posición adecuada para poder observar todos y cada uno de los caracteres que tienen valor taxonómico. Se coloca un cubre objetos sobre ellos y se presiona ligeramente para que la capa de líquido de Faure se extienda y los especímenes queden planos y sin romperse (Figura 4.3.1). Las preparaciones se dejan en un lugar horizontal para que se sequen durante, al menos, 15 días; transcurrido dicho plazo las muestras están preparadas para su observación y para permitir la identificación bajo el microscopio óptico (Figura 4.3.1). Es necesario emplear el objetivo de inmersión (x100) con contraste de fase para poder observar todas las estructuras morfológicas, externas e internas, necesarias para la identificación específica de los ejemplares.

4.3.3.- Identificación específica con el microscopio óptico

La identificación de las distintas especies del *phylum* Tardigrada se ha realizado con un microscopio óptico (ZEISS) con contraste de fase y con el objetivo de inmersión (x100), atendiendo a los caracteres morfológicos de las siguientes estructuras:

Cutícula:

- Aspecto de la cutícula: sea lisa, con poros (aspecto y tamaño de los mismos), con granulaciones, con tubérculos o con *gibbosità*.
- Presencia o no de placas, número, disposición y escultura de las mismas.
- Presencia de estructuras cuticulares (apéndices cefálicos sensoriales, cirros, *clava*, papilas, espinas, filamentos, dientes), su forma, número y disposición.

Uñas:

- Forma, tamaño, disposición y número de ellas en cada pata.
- Forma, tamaño y tipo de márgenes (liso, irregular, dentado) de las lúnulas de las uñas en las distintas patas.
- Presencia o ausencia de barreras cuticulares cerca de las uñas.

Aparato buco-faríngeo:

- Presencia o ausencia de estructuras alrededor de la boca (papilas, lamelas, lóbulos).
- Longitud y anchura del tubo bucal y del tubo faríngeo (cuando está presente).
- Presencia o no de la barrera de refuerzo.
- Presencia o ausencia de la armadura bucal (presencia o ausencia de la banda de dientes anterior y posterior y de las crestas transversales).
- Forma del apéndice de inserción de la musculatura de los estiletes.
- Forma del bulbo faríngeo.
- Forma, número, tamaño y disposición de los placoides (macroplacoides, microplacoides, *septulum*).

Huevos:

- Huevos puestos libres o en exuvia.
- Forma, tamaño y número de las estructuras salientes de los huevos (cuando los hay).
- Diseño de la cáscara del huevo en la base de las estructuras salientes y entre éstas.

Se ha medido de forma sistemática la longitud total del cuerpo de cada individuo. Dicha longitud se ha tomado desde el comienzo de la cabeza, en el extremo anterior del cuerpo, hasta la zona de unión del cuarto par de patas, en la región posterior del cuerpo (Guidetti, com. pers.). En algunas ocasiones es necesaria la medida del tubo bucal y/o de las uñas para la determinación específica; en esos casos la medida ha sido realizada tal y como se muestra en el Figura 4.3.2. Tanto la observación como las mediciones de los ejemplares se ha realizado con un microscopio ZEISS con contraste de fase y objetivo de inmersión y con un micrómetro de campo. Las fotografías digitales de las distintas estructuras se han realizado con un microscopio ZEISS Axiolab con contraste de fase y objetivo de inmersión, con una cámara digital JUCTKC1381 y con el programa de ordenador Video Apple de un ordenador Macintosh 7100/66AV.

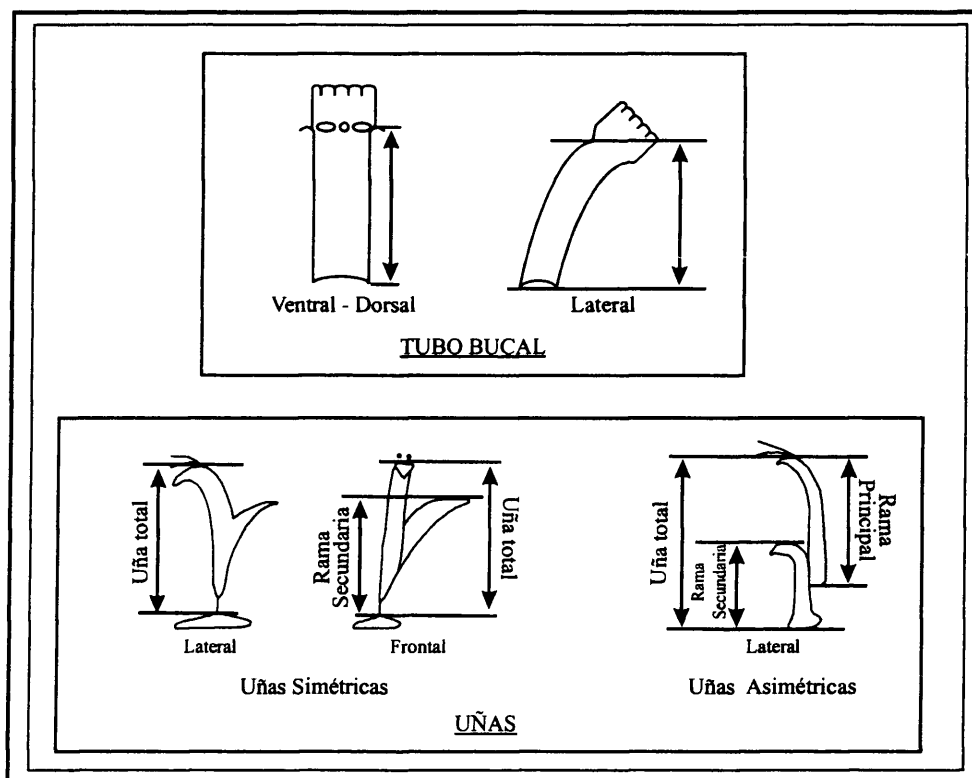


Figura 4.3.2: Representación del tubo bucal y las uñas, donde se especifica qué límites se han determinado para su medición.

Para la determinación de las distintas especies encontradas en este estudio, se han utilizado claves taxonómicas publicadas (Ramazzotti y Maucci, 1983; Bertolani y Rebecchi, 1993; Biserov, 1997/1998; Claxton, 1998; Guidetti, 1998; Binda y Pilato, 1999a y b), descripciones originales de las especies y material tipo y fotografías digita-

les de la colección del Departamento de Biología Animal de la *Università degli studi di Modena e Reggio Emilia* (Módena, Italia).

En general, la determinación de los huevos puestos libres se ha realizado mediante claves específicas, mientras que los huevos puestos dentro de la exuvia se han identificado gracias a ella. Ésta, al no tener aparato bucofaríngeo en su interior, sólo se puede identificar hasta el nivel de familia (en ocasiones hasta género). En el caso de que en la muestra que se estaba estudiando sólo hubiera una especie de la familia a la que pertenecía la exuvia, ésta se pudo asignar a dicha especie.

4.4.- ESTUDIO TAXONÓMICO

La descripción de cada una de las especies que se han identificado entre los ejemplares colectados en la Sierra de Guadarrama en este estudio, contiene toda la información taxonómica conocida, la variabilidad inter- e intrapoblacional encontrada dentro de cada especie, los datos autoecológicos obtenidos en el estudio y la distribución en la Sierra, con referencias a la distribución mundial y a la Península Ibérica.

Para cada especie se especifica el nombre científico y las sinonimias encontradas, en caso de que existan, y se detallan los siguientes apartados:

1.- Descripción morfológica: incluye la descripción morfológica de las estructuras más relevantes: el aspecto del cuerpo y de la cutícula, las estructuras cefálicas, el aparato bucofaríngeo, la morfología de las uñas y de los huevos (siempre que se conozca).

2.- Material estudiado: se describe el material recolectado y estudiado en la Sierra. Se detallan los puntos de muestreo, muestras, hábitats y sustratos y épocas del año donde y cuando aparece la especie; el número de individuos, de huevos, de cutículas y de ejemplares de cada sexo, en caso de que se haya podido determinar. También se han estudiado otras características, como el contenido estomacal que se ve por transparencia en algunos ejemplares.

3.- Variabilidad poblacional: se han estudiado las diferencias dentro y entre las distintas poblaciones de cada especie que han aparecido en la Sierra. Estas diferencias se refieren tanto a caracteres morfológicos como a la longitud total del animal. En este apartado en concreto, y en todo este trabajo en general, población se refiere al conjunto de individuos de una especie representado en una muestra, es decir, en un hábitat y sustrato concretos y en una época del año.

4.- Autoecología: en este apartado se presentan los valores de las variables abióticas estudiadas donde se ha encontrado la especie y se comparan con los intervalos de las variables obtenidas en todo el estudio. También se enumeran otras especies de tardígrados y otros grupos animales que aparecen más o menos habitualmente con la especie que se está estudiando.

5.- Discusión: breve discusión sobre las diferencias y semejanzas de cada especie con sus parientes más cercanos.

6.- Distribución: se presenta un mapa con la localización de cada especie que se ha encontrado en la Sierra de Guadarrama. Se mencionan los continentes donde consta que se distribuye la especie. Se constata que la especie sea nueva especie para la ciencia, nueva cita para Europa, la Península Ibérica y/o de la Comunidad de Madrid, o, en caso contrario, se detallan las citas previas para la Península Ibérica y/o la Comunidad de Madrid.

4.5.- BASE DE DATOS DE LOS TARDÍGRADOS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA E ISLAS CANARIAS, BALEARES Y CHAFARINAS

En este apartado se describen las fuentes de las que se ha obtenido la información sobre los tardígrados de la Península Ibérica, islas Canarias, islas Baleares e islas Chafarinas, que ha servido de punto de partida de este trabajo. También se explica el diseño y desarrollo de la base de datos que contiene toda esa información.

4.5.1.- Datos Bibliográficos

La información sobre los tardígrados con la que se ha construido la base de datos, proviene de la bibliografía, desde el primer artículo sobre las zonas geográficas indicadas, publicado en 1908, hasta los aparecidos actualmente. Se ha obtenido de cuatro fuentes:

- Biblioteca del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (CSIC).
- Red de bibliotecas del CSIC.
- Colección de artículos de los tardigradólogos Dra. R. A. Dewel y Dr. W. C. Dewel (EEUU).
- Colección de artículos del grupo del Prof. Bertolani (Italia).

En la Tabla 2.7.1 se presenta un listado con los 36 artículos que se han recopilado. En cada uno de ellos se indican las especies que son nuevas citas, si hay descripción de subespecies, especies o géneros nuevos, y qué artículos hacen referencia a especies marinas.

4.5.2.- Base de Datos

La información recopilada se ha organizado en una base de datos diseñada para permitir la consulta rápida y eficaz de dicha información. A tal efecto se ha creado esta base de datos con el programa de ordenador FileMaker Pro 4.1, que posteriormente se adaptó a la versión 5.5 del mismo programa.

La información se ha agrupado en cuatro temas, para evitar la repetición de información y facilitar la introducción de la misma en la base de datos, lo que ha producido los siguientes cuatro *Archivos*:

- Taxonomía: incluye toda la información supragenérica (Figura 4.5.1).
- Especies: recoge la información de la especie, el nombre, autor, fecha de la descripción, género al que pertenece y las sinonimias (Figura 4.5.2).

- Localidades: muestra la información geográfica de cada una de las localidades donde se ha encontrado alguna especie del *phylum*: las coordenadas UTM, el país, la Comunidad Autónoma (para España) o la Región (para Portugal), la Provincia (para España) o el Distrito (para Portugal), la localidad más cercana, el hábitat y el sustrato donde se ha encontrado (Figura 4.5.3).
- Bibliografía: recopila la información del artículo donde se ha citado la especie en una localidad concreta; tal información se refiere al autor o autores del libro o artículo, el año de la publicación, el título del artículo, del libro o del capítulo del libro, el volumen y el número de páginas (Figura 4.5.4).

Cada *Archivo* contiene un número determinado de *Registros*; cada uno de los puntos concretos de información que se especifican en cada *Registro* es un *Campo*, una cuadrícula que hay que rellenar con la información que se solicite. Los Registros de un Archivo se diferencian entre sí en el contenido de, al menos, un Campo. En las Figuras 4.5.1, 4.5.2, 4.5.3 y 4.5.4 se presenta una imagen de la ficha de entrada de datos de cada Registro, con sus Campos correspondientes, para cada uno de los Archivos. En todos los Archivos hay unos *Botones* que realizan funciones generales: salir, visualizar todos los Registros, introducir un nuevo Registro, buscar registros de características concretas y ordenar los Registros según uno o varios Campos concretos (Figuras 4.5.1, 4.5.2, 4.5.3 y 4.5.4).

Estos cuatro Archivos se han relacionado mediante códigos numéricos o alfanuméricos, como se presenta en la Figura 4.5.5. El archivo Especies se ha relacionado con los otros tres Archivos mediante un número de identificación que se ha creado para cada una de las especies (ID ESPECIE). El archivo Taxonomía sólo se ha relacionado con el de Especies. La información de Taxonomía podría haberse incluido en Especies, pero para evitar la introducción sistemática de la misma información supragenérica en cada especie de un mismo grupo, se ha preferido hacer un Archivo aparte. El Archivo Localidades se ha relacionado con Especies, mediante el código de la especie (Figura 4.5.5), y con Bibliografía, mediante un código alfanumérico creado para cada artículo (ID BIBLIOGRAFÍA) (Figura 4.5.5). De esta forma, el Archivo Bibliografía se ha relacionado con el Archivo Especies, mediante el código de la especie, y con Localidades, mediante el código de los artículos (ID BIBLIOGRAFÍA) (Figura 4.5.5).

Figura 4.5.1: Ficha de entrada de datos del archivo Taxonomía, con todos sus campos; en la parte superior están los botones.

Figura 4.5.2: Ficha de entrada de datos del archivo Especies, con todos sus campos. En la parte superior están los botones. A la derecha del identificador de la especie se han introducido nueve campos del archivo Taxonomía.

IR A

Index Insert Update Delete

ID Localidad 67 0017 335N

UTM 30TYN32

País España

Comunidad Autónoma Aragón

Región

Provincia/Distrito Huesca

Localidad Valle de Orreaga

Observaciones A 2000 m
2 ejemplares

Especie *Diphyscus (Diphyscus) alpinus*

Habitat

- ☒ Matorral
- ☐ Matorral-Líquenes
- ☐ Líquenes
- ☐ Matorral-Líquenes-Hierbas
- ☐ Intestinales/Sedimentos
- ☐ Alga
- ☐ Correas Intestinales
- ☐ Hierba
- ☐ Otro...

Vegetación

- ☒ Tropical
- ☐ Desértica
- ☐ Subártica
- ☐ Marino
- ☐ Edificios
- ☐ Otro...

Figura 4.5.3: Ficha de entrada de datos del archivo Localidad, con todos sus campos. En la parte superior están los botones y, justo debajo, los campos de los identificadores.

IR A

Index Insert Update Delete

335N 0017

REVISTA LIBRO

Autor artículo 1 McInnes, S. J.

Autor artículo 2

Autor artículo 3

Autor artículo 4

Título Notes on terrigenous from the

Revista Pedobiología

Año publicación 1991 Vol. 35 No. 1

Pag. inicial 11 Pag. Final 26

Código AML

Autor Cap. 1 Libro 1

Autor Cap. 1 Libro 2

Autor Cap. 1 Libro 3

Autor Cap. 1 Libro 4

Título Capítulo

Año

Página inicial

Final

Título Libro

Editorial

Editorial

Ciudad

Página inicial

Final

Categorización Fauna de España y Portugal
Macrobiotus balitatus n. sp.

Figura 4.5.4: Ficha de entrada de datos del archivo Bibliografía, con todos sus campos; en la parte superior se encuentran los botones.

La relación entre los Archivos permite la visualización de los Campos de un Archivo en otro con el que esté relacionado y se crea en la opción Definir Relaciones, donde se solicita el Campo que relacionará los *Archivos* entre sí. Por ejemplo, en el Archivo Localidades se pueden visualizar las especies que han aparecido en una localidad, porque los Archivos Especies y Localidades están relacionados entre sí (Figura 4.5.3). Es importante destacar que la información de los Campos que se corrige en un Archivo, se corrige en todos los que estén relacionados con él.

Para facilitar el trabajo, tanto a la hora de introducir la información como al hacer búsquedas para analizarla, se han creado unos botones en cada Archivo, para ir directamente a los otros con los que está relacionado. Así:

- El Archivo Taxonomía tiene un botón para ir a Especies (Figura 4.5.1).
- El Archivo Especies tiene tres botones: uno para ir a Taxonomía, otro para ir a Localidades y otro para ir a Bibliografía (Figura 4.5.2).
- El Archivo Localidades tiene dos botones, uno para ir a Especies y otro para ir a Bibliografía (Figura 4.5.3).
- El Archivo Bibliografía tiene dos botones, uno para ir a Especies y otro para ir a Localidades (Figura 4.5.4).

La creación de dichos botones se realiza mediante la opción *Guiones* y dentro de ésta, con la opción *ScriptMaker*. En la Figura 4.5.6 se representa un esquema con las órdenes que hay que escribir para crear un botón que vaya desde el Archivo Especies hasta el de Localidades o desde el de Localidades hasta el de Especies. Se trata de crear un guión (conjunto de órdenes que realizan una acción determinada) en Especies en el que se indique que tiene que copiar el código ID ESPECIE (que es el que lo une con el Archivo Localidades) e ir al Archivo Localidades (Figura 4.5.6-1º). Luego, en el Archivo Localidades se crea un guión que pase al Modo Buscar, “pegue” el código ID ESPECIE en el Campo que relaciona ambos Archivos y busque todas las localidades donde se encuentre la especie en concreto (Figura 4.5.6-2º). El mismo procedimiento se sigue para crear el Botón recíproco en Localidades (Figura 4.5.6-3º y 4.5.6-4º). Para las relaciones entre sí del resto de los Archivos se introducirían órdenes idénticas, pero cambiando los identificadores (en mayúsculas en la Figura 4.5.4).

De la misma forma, se ha creado un base de datos similar con la información reco-

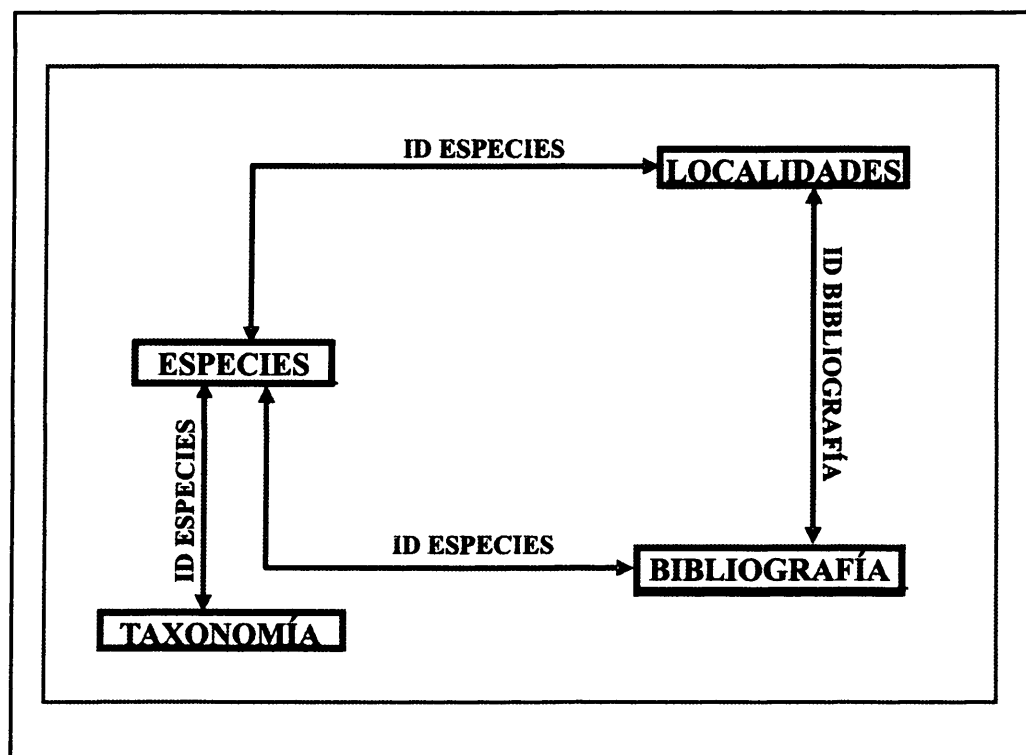


Figura 4.5.5: Diagrama de los archivos, enmarcados en rectángulos y en letras mayúsculas, de la base de datos con la información bibliográfica. Las flechas unen los distintos archivos a través de códigos numéricos o alfanuméricos (en mayúsculas sobre las flechas). ID = número de identificación.

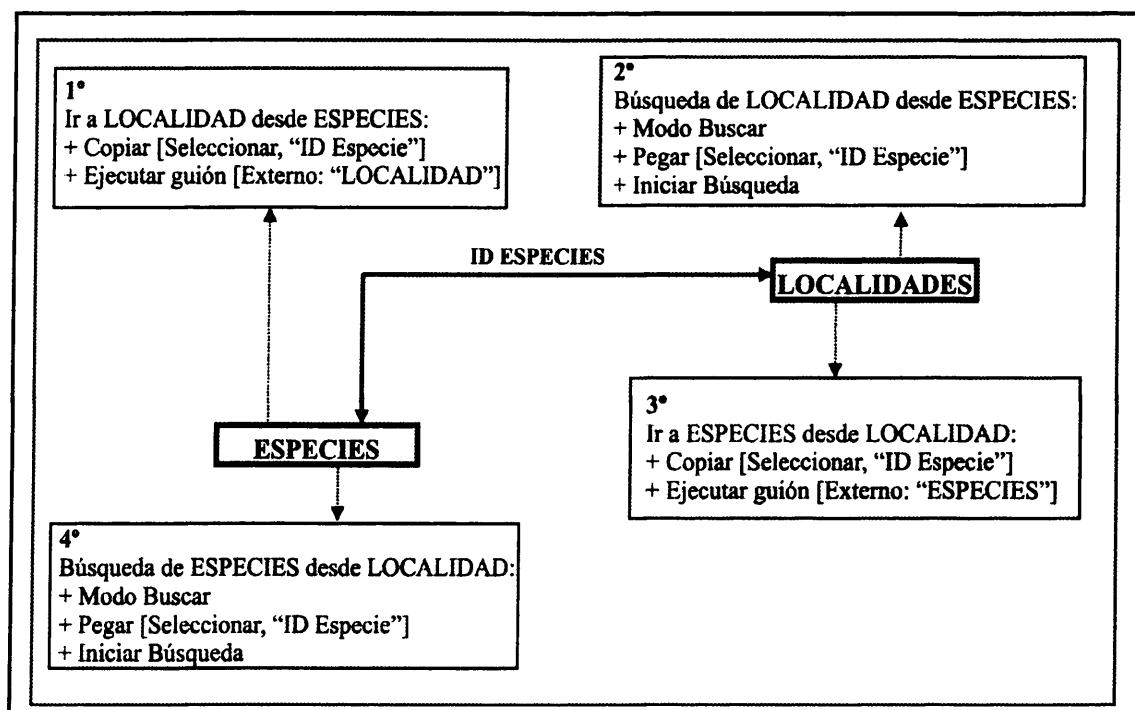


Figura 5.4.6: Ejemplo de las órdenes que se han creado con la opción Guión - ScriptMarker del programa informático FileMarker Pro 5.5, para crear un botón entre los archivos Especies y Localidades. Cada uno de los rectángulos que hay al final de las flechas de línea discontinua son lo que se denominan "guiones", es decir, un conjunto de órdenes para llevar a cabo una acción determinada. ID = número de identificación.

pilada en la realización del trabajo de esta memoria, sobre los tardígrados de la Sierra de Guadarrama. En la Figura 4.5.7 se presentan los seis Archivos creados que recogen la información por temas (Especies, Individuos, Huevos, Localidades, Muestreos y Muestras) y los identificadores numéricos que los relacionan. En las Figuras 4.5.8, 4.5.9, 4.5.10, 4.5.11, 4.5.12 y 4.5.13 se muestra una ficha de entrada de datos de cada Archivo, con los Campos que contiene cada uno.

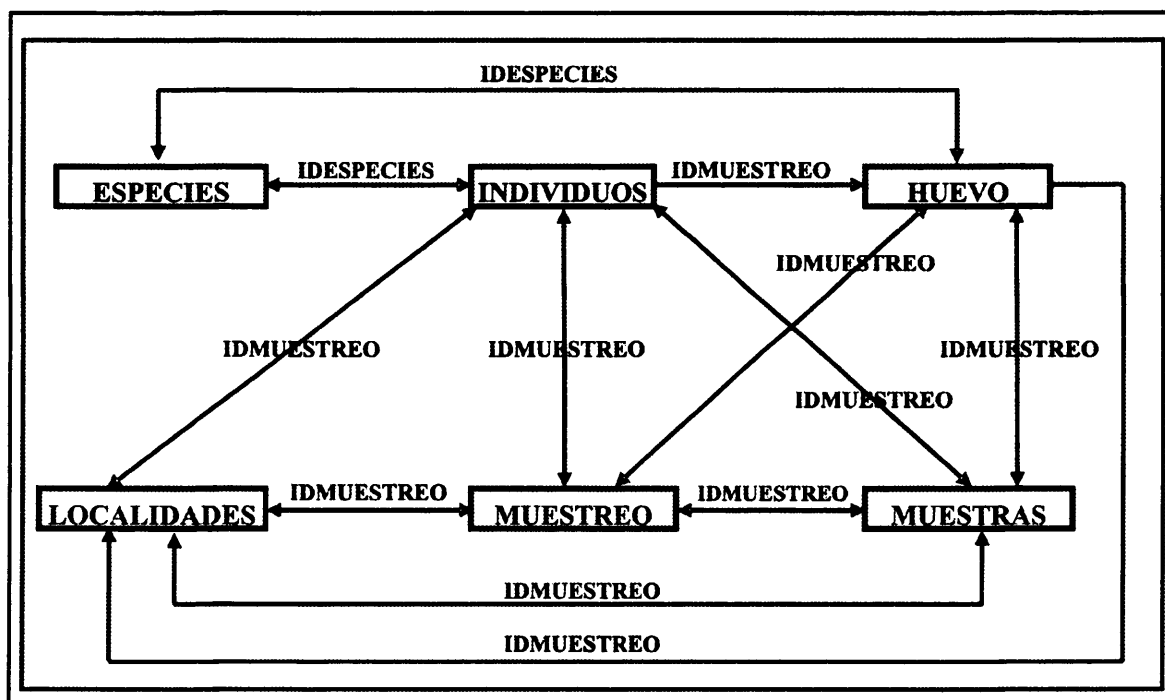


Figura 4.5.7: Diagrama de los archivos, representados con rectángulos y en letras mayúsculas, de la base de datos con la información sobre los tardígrados en la Sierra de Guadarrama. Las flechas unen los distintos archivos a través de códigos numéricos (en mayúsculas sobre las flechas). ID = número de identificación.

[illegible]

Figura 4.5.8: Ficha de entrada de datos del archivo Individuos, con todos sus campos. En la parte superior están los botones.

Tadua Register Korea Register	Onderne Register Ruman Register	Plantas Registradas , 1927 Echiniscus blattis , 1927 Echiniscus Thaler , 1928
--	--	--

0045	<div style="text-align: center; border: 1px solid black; padding: 5px;">ESPECIE</div> <div style="border: 1px solid black; padding: 5px; text-align: center; margin-top: -1px;"><i>Echiniscus tristatus</i></div> <div style="margin-top: 5px;"> Cultivo 1932 </div>
------	---

<div style="text-align: center; border: 1px solid black; padding: 5px;">SINONIMAS</div> <p><i>Echiniscus granulatus</i> Murray, 1905 (no <i>Echiniscus granulatus</i> Doyère) <i>Echiniscus granulatus</i> Murray, 1929</p>	<div style="text-align: center; border: 1px solid black; padding: 5px;">BIBLIOGRAFIA EPONIMICA</div> <div style="border: 1px solid black; height: 60px; width: 100%;"></div>
---	---

<div style="text-align: center; border: 1px solid black; padding: 5px;">DISTRIBUCION</div> <div style="padding: 10px;"> <div style="border: 1px solid black; padding: 5px; margin-bottom: 10px;"> CONTINENTE LOCALIDAD TIPO Europe </div> <div style="margin-bottom: 10px;"> Pais Tipo: Sardinia, Sicilia, Italia </div> <div> Campesinella Göttsche, 1930 <input type="checkbox"/> SI </div> </div>	<div style="padding: 10px;"> <input checked="" type="checkbox"/> Europa <input checked="" type="checkbox"/> Africa <input checked="" type="checkbox"/> Asia <input type="checkbox"/> Oceanía <input checked="" type="checkbox"/> North America <input type="checkbox"/> Antártica <input type="checkbox"/> South America <input type="checkbox"/> Ártico </div>
---	---

<div style="text-align: center; border: 1px solid black; padding: 5px;">OBSERVACIONES</div> <div style="border: 1px solid black; height: 60px; width: 100%;"></div>	<div style="font-size: 2em; font-weight: bold;">5</div>
--	---

Fecha Muerte o de
 Exhumación

Figura 4.5.9: Ficha de entrada de datos del archivo Especies, con todos sus campos. En la parte superior están los botones.

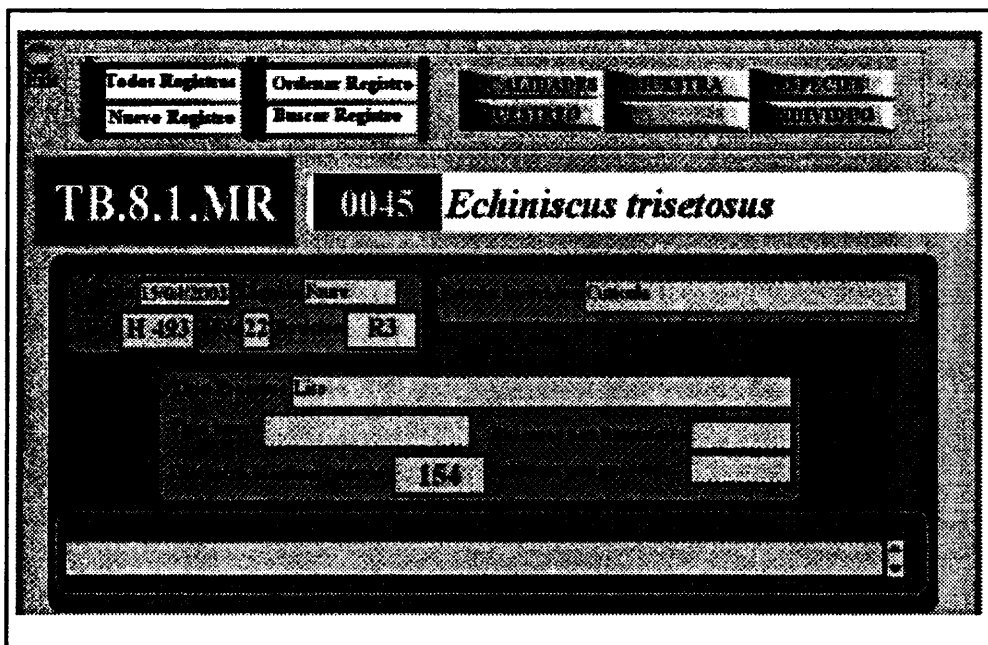


Figura 4.5.10: Ficha de entrada de datos del archivo Huevos, con todos sus campos. En la parte superior están los botones.

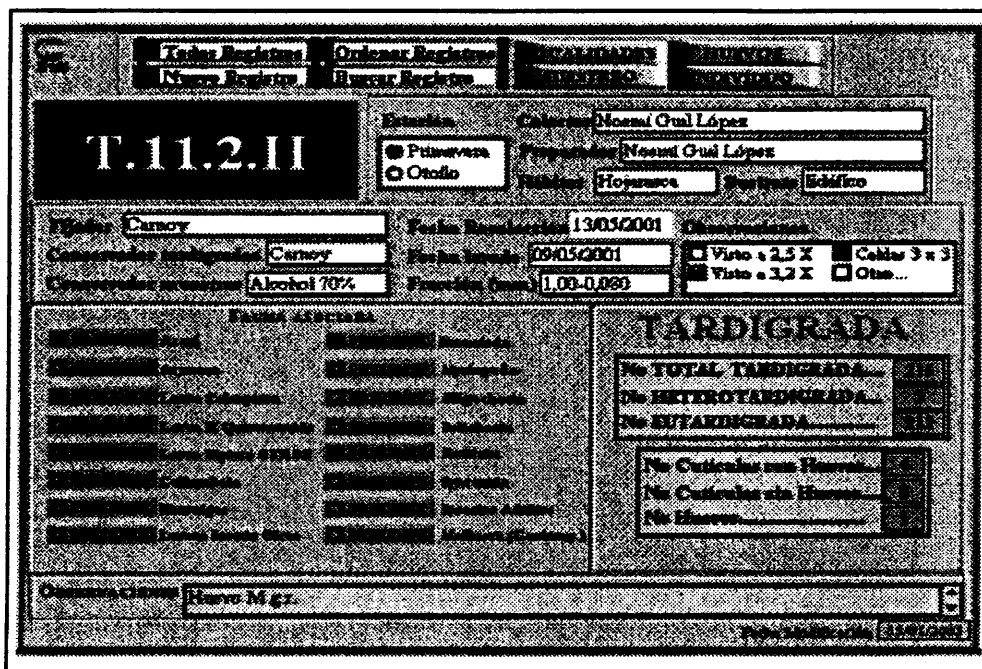


Figura 4.5.11: Ficha de entrada de datos del archivo Muestras, con todos sus campos. En la parte superior están los botones.

Figura 4.5.12: Ficha de entrada de datos del archivo Muestreos, con todos sus campos. En la parte superior están los botones.

Figura 4.5.13: Ficha de entrada de datos del archivo Localidades, con todos sus campos. En la parte superior están los botones.

4.6.- APROXIMACIÓN A LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS EN TARDIGRADA

Los estudios sobre las relaciones filogenéticas dentro del *phylum* Tardigrada son escasos, como ya se ha comentado en el apartado introductorio de este trabajo. En nuestro interés de conocer la diversidad y la historia evolutiva de este *phylum*, hemos abordado el análisis de tales relaciones a 3 niveles distintos e integrando preferentemente ciertos taxa:

- 1.- Las Familias del *phylum* Tardigrada (Tabla 4.6.1).
- 2.- Los Géneros de la clase Eutardigrada (Tabla 4.6.2). Se han seleccionado los géneros de Eutardigrada, por el mayor conocimiento que se tiene de ellos, con resepto a Heterotardigrada, ya que en este estudio se ha trabajado directamente con 21 de los 49 géneros de Eutardigrada que existen, mientras que sólo se han examinado 3 (ninguno de ellos marino) de los 55 géneros mundiales de Heterotardigrada. Se ha considerado que la inclusión de los géneros de Heterotardigrada, y en concreto de los marinos, habría sido lastrada por la falta de información propia, con lo que la interpretación de las descripciones de los caracteres de la literatura podría sesgar el análisis.
- 3.- Las Especies ibéricas de la clase Eutardigrada (Tabla 4.6.3). Al igual que en el caso de los géneros, la decisión de estudiar los eutardígrados ibéricos se ha tomado por existir un menor “contacto” con material de la clase Heterotardigrada (se ha trabajado directamente con 8 de las 54 especies ibéricas de Heterotardigrada frente a 56 de las 84 especies ibéricas de Eutardigrada) y por no haber trabajado con material marino, cuando hay 29 especies marinas en la Península Ibérica. A pesar de que el trabajo de campo de este estudio se ha centrado en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama, se ha decidido analizar el conjunto de eutardígrados ibéricos, dado el carácter de unidad biogeográfica e paleohistórica de la Península Ibérica.

Con estos análisis se pretende, por tanto, comprobar la monofilia y la congruencia de la división taxonómica respecto de las relaciones filogenéticas de las clases, órdenes y familias establecidos en el *phylum* Tardigrada, así como estudiar las relaciones inter- e intragenéricas de la clase Eutardigrada (esto último a partir del análisis de las especies eutardígradas de la Península Ibérica), así como estudiar la importancia y evolución de los distintos caracteres analizados.

Tabla 4.6.1: Listado de las Familias del *phylum* Tardigrada analizadas en este trabajo. *
La familia Carphanidae se ha encontrado en Ramazzotti y Maucci (1983), pero
no se han localizado el/los autores de la misma.

Eutardigrada Marcus, 1927

Apochela Schuster *et al.*, 1980

Milnesiidae Ramazzotti, 1962

Parachela Schuster *et al.*, 1980

Macrobiotidae Thulin, 1928

Eohypsibiidae Bertolani y Kristensen, 1987

Calohypsibiidae Pilato, 1969

Hypsibiidae Pilato, 1969

Microhypsibiidae Pilato, 1998

Necopinatidae Ramazzotti y Maucci, 1983

Mesotardigrada Rahm, 1932

Thermozodia Rahm, 1932

Thermozodiidae Rahm, 1932

Heterotardigrada Marcus, 1927

Arthrotardigrada Marcus, 1927

Halechiniscidae Ramazzotti, 1962

Archechiniscidae Schulz, 1963

Batillipediidae Ramazzotti, 1962

Coronartidae Renaud-Mornant, 1974

Stygartidae Grimaldi *et al.*, 1992

Renaudactidae Kristensen y Higgins, 1984

Echiniscoidea Marcus, 1927

Echiniscoididae Kristensen y Hallas, 1980

Carphaniidae *

Oreellidae Ramazzotti, 1962

Echiniscidae Thulin, 1928

Tabla 4.6.2: Listado de los Géneros de la clase Eutardigrada analizados en este trabajo.

Incertiae sedis

Apodibius Dastych, 1983a

Orden Apochela Schuster *et al.*, 1980

Milnesiidae Ramazzotti, 1962

Limmenius Horning *et al.*, 1978

Milnesioides Claxton, 1999

Milnesium Doyère, 1840

Orden Parachela Schuster *et al.*, 1980

Macrobiotidae Thulin, 1928

Adorybiotus Maucci y Ramazzotti, 1981

Biserovus Guidetti y Pilato, 2002

Calcarobiotus Dastych, 1993

Dactylobiotus Schuster *et al.*, 1980

Insuetifurca Guidetti y Pilato, 2002

Macrobiotus C.A.S. Schultze, 1834

Macroversum Pilato y Catanzaro, 1988

Minibiotus Schuster *et al.*, 1980

Minilentus Guidetti y Pilato, 2002

Murrayon Bertolani y Pilato, 1989

Pseudodiphascon Ramazzotti, 1965

Pseudohexapodibius Bertolani y Biserov, 1996

Richtersius Pilato y Binda, 1987c

Xerobiotus Bertolani y Biserov, 1996

Eohypsibiidae Bertolani y Kristensen, 1987

Amphilobus Bertolani, 1981

Eohypsibius Kristensen, 1982

Fujiscon Ito, 1991

Calohypsibiidae Pilato, 1969

Calohypsibius Thulin, 1928

Haplohexapodibius Pilato y Beasley, 1987

Haplomacrobiotus May, 1948

Hexapodibius Pilato, 1969

Parhexapodibius Pilato, 1969

Hypsibiidae Pilato, 1969

Hypsibiinae Pilato, 1969

Doryphoribius Pilato, 1969

Eremobiotus Biserov, 1992

Halobiotus Kristensen, 1982

Acutuncus Pilato y Binda, 1997

Hypsibius Ehrenberg, 1848

Isohypsibius Thulin, 1928

Mixibius Pilato, 1992

Pseudobiotus Schuster *et al.*, 1980

Ramajendas Pilato y Binda, 1990

Ramazzottius Binda y Pilato, 1986

Thulinus (Bertolani, 1981)

Itaquadoninae Pilato, 1969

Astatumen Pilato, 1997

Parascon Pilato y Binda, 1987

Diphascon (*Diphascon*) Plate, 1889

Diphascon (*Adropion*) Pilato, 1987

Hebesuncus Pilato, 1987

Itaquadon Barros, 1935

Mesocrista Pilato, 1987

Paradiphascon Dastych, 1992

Platicrista Pilato, 1987

Microhypsibiidae Pilato, 1998

Fractonotus Pilato, 1998

Microhypsibius Thulin, 1928

Necopinidae Ramazzotti y Maucci, 1983

Necopinatum Pilato, 1971

Tabla 4.6.3: Listado de las Especies de la clase Eutardigrada analizadas en este trabajo.

- Orden **Apocheila** Schuster *et al.*, 1980
 Milnesiidae Ramazzotti, 1962
Milnesium Doyère, 1840
Milnesium tardigradum Doyère, 1840
Milnesium tetralamellatum Pilato y Binda, 1991
Milnesium eury stomum Maucci, 1991
- Orden **Paracheila** Schuster *et al.*, 1980
 Macrobiotidae Thulin, 1928
Dactylobiotus Schuster *et al.*, 1980
Dactylobiotus ambiguus (Murray, 1907)
Dactylobiotus dispar (Murray, 1907)
Dactylobiotus macronyx (Dujardin, 1851)
Dactylobiotus parthenogeneticus Bertolani, 1981
Dactylobiotus selenicus Bertolani, 1981
Macrobiotus Schultze, 1833
Macrobiotus areolatus Murray, 1907
Macrobiotus baltatus McInnes, 1991
Macrobiotus dubius Murray, 1907
Macrobiotus echinogenitus Richters, 1904
Macrobiotus furciger Murray, 1906
Macrobiotus grandis Richters, 1911
Macrobiotus harmsworthi Murray, 1907
Macrobiotus hufelandi Schultze, 1833
Macrobiotus hyperboreus Biseriv, 1990
Macrobiotus hystericogenitus Maucci, 1978
Macrobiotus lusitanicus Maucci y Durante Pasa, 1986
Macrobiotus macrocalix Bertolani y Rebecchi, 1993
Macrobiotus montanus Murray, 1910
Macrobiotus n. sp. Guil y Guidetti, en preparación
Macrobiotus occidentalis Murray, 1910
Macrobiotus orcadensis Murray, 1907
Macrobiotus pallarii Maucci, 1954
Macrobiotus persimilis Binda y Pilato, 1972
Macrobiotus recens Cuénot, 1932
Macrobiotus richtersi Murray, 1911
Macrobiotus sandrae Bertolani y Rebecchi, 1993
Macrobiotus terminalis Bertolani y Rebecchi, 1993
Macrobiotus tetraplacoides Fontoura, 1981
Minibiotus Schuster *et al.*, 1980
Minibiotus furcatus (Ehrenberg, 1859)
Minibiotus gumersindoi Guil y Guidetti, en prensa
Minibiotus hufelandioides (Murray, 1910)
Minibiotus intermedius (Plate, 1888)
Minibiotus pseudofurcatus (Pilato, 1972)
- Murrayon* Bertolani y Pilato, 1988
Murrayon dianeae (Kristensen, 1982)
Murrayon hibernicus (Murray, 1911)
Murrayon pullari (Murray, 1907)
Richtersius (Pilato y Binda, 1987)
Richtersius coronifer (Richters, 1903)
- Calohypsibiidae Pilato, 1969
Calohypsibius Thulin, 1928
Calohypsibius ornatus (Richters, 1900)
Calohypsibius placophorus (Da Cunha, 1943)
Calohypsibius verrucosus (Richters, 1900)

Tabla 4.6.3 (Continuación)

- Hypsibiidae Pilato, 1969
 Hypsibiinae Pilato, 1969
Doryphoribius Pilato, 1969
Doryphoribius flavus (Iharos, 1966)
Eremobiotus Biserov, 1992
Eremobiotus alicatai (Binda, 1969)
Hypsibius Ehrenberg, 1848
Hypsibius camelopardis Ramazzotti y Maucci, 1983
Hypsibius convergens (Urbanowicz, 1925)
Hypsibius dujardini (Doyère, 1840)
Hypsibius microps Thulin, 1928
Hypsibius pallidus Thulin, 1911
Isohypsibius Thulin, 1928
Isohypsibius annulatus (Murray, 1911)
Isohypsibius josephi (Iharos, 1964)
Isohypsibius lunulatus (Iharos, 1966)
Isohypsibius mammillosus (Iharos, 1964)
Isohypsibius marcellinoi (Binda y Pilato, 1961)
Isohypsibius monstruosus Maucci, 1991
Isohypsibius montanus (Mihelčič, 1938)
Isohypsibius nodosus (Murray, 1907)
Isohypsibius prosostomus (Thulin, 1928)
Isohypsibius sattleri (Richters, 1902)
Isohypsibius tuberculatus (Plate, 1889)
Isohypsibius tetradactyloides (Richters, 1907)
Pseudobiotus Schuster et al., 1980
Pseudobiotus augusti Murray, 1907
Ramazzottius Binda y Pilato, 1986
Ramazzottius novemcinctus Marcus, 1936
Ramazzottius oberhaeuseri (Doyère, 1840)
 Itaquasconinae Pilato, 1969
Astatumen Pilato, 1997
Astatumen trinacriae (Arcidiacono, 1962)
Diphascon Plate, 1889
Diphascon (*Adropion*) Pilato, 1987
Diphascon (*Adropion*) *prorsirostre* Thulin, 1928
Diphascon (*Adropion*) *scoticum* Murray, 1905
Diphascon (*Diphascon*) Plate, 1889
Diphascon (*Diphascon*) *alpinum* Murray, 1906
Diphascon (*Diphascon*) *chilenense* Plate, 1888
Diphascon (*Diphascon*) *granifer* Greven, 1972
Diphascon (*Diphascon*) *nobilei* (Binda, 1969)
Diphascon (*Diphascon*) *nodulosum* (Ramazzotti, 1959)
Diphascon (*Diphascon*) *oculatum* Murray, 1906
Diphascon (*Diphascon*) *pingue* Marcus, 1936
Diphascon (*Diphascon*) *recamieri* Richters, 1911
Diphascon (*Diphascon*) *rugocaudatum* Rodríguez Roda, 1952
Diphascon (*Diphascon*) *rugosum* Bartos, 1935
Hebesuncus Pilato, 1967
Hebesuncus conjungens (Thulin, 1911)
Itaquascon Barros, 1939
Itaquascon ramazzottii Iharos, 1966
Itaquascon placophorum
Platicrista Pilato, 1987
Platicrista angustata (Murray, 1905)

4.6.1.- Caracteres

El análisis filogenético se ha llevado a cabo con diversos caracteres morfológicos discretos obtenidos a partir del estudio de los distintos taxones, bien mediante la observación directa de especímenes vivos, fijados o fotografiados digitalmente de la colección de tardígrados del Departamento de Biología Animal, de la *Università degli studi di Modena e Reggio Emilia* (Italia), o bien a través de las descripciones, dibujos y fotografías existentes en la bibliografía específica.

Los caracteres estudiados pertenecen a varias estructuras de la morfología de los tardígrados con valor taxonómico: la cutícula, los órganos sensoriales, las uñas, el aparato bucofaríngeo y los huevos, principalmente. En cada carácter, y estado de carácter, se ha estudiado la homología de las estructuras entre los distintos taxones, la dependencia de las estructuras y la redundancia en la información contenida en cada carácter respecto al resto, de forma que los caracteres utilizados finalmente en los análisis fueran estructuras homólogas entre los taxones, independientes y que la información que contuviesen no se repitiera.

Estos caracteres seleccionados se han representado mediante una codificación binaria o compuesta según el tipo de estructuras y los resultados del estudio de redundancia e independencia de cada carácter, comentado en el párrafo anterior. En los caracteres multiestado se ha empleado la codificación compuesta frente a la reductiva (todo carácter multiestado se puede dividir en diversos caracteres binarios), porque disminuye la posibilidad de que haya dependencia y redundancia entre los caracteres (Strong y Lipscomb, 1999; Arnedo, 1999) y evita la pérdida de información acerca de las transformaciones entre sus estados (Goloboff, 1998). Ciertos caracteres se han tenido que codificar como *missing data* (= datos desconocidos o inexistentes, representados, según los requerimientos de los diversos programas de ordenador con los que se ha trabajado, como “?” en NTSYS y STATISTICA, como “999” en CLUSTANGraphics) en algunos taxones, ya que esos caracteres no están definidos, o no se ha encontrado la información, para esos taxones. Otras veces los taxones presentan varios estados de carácter a la vez, es decir, presentan polimorfismos. Estos se han codificado como tal en los programas que lo admiten (PAUP, WinClada, MrBayes), y en los que no, se han codificado como un estado *missing data*, es decir, con “999” (en CLUSTANGraphics) o con “?” (en NTSYS y en STATISTICA), ya que esto permite que adopte cualquier estado de los posibles, que es la opción más parecida a la condición de polimórfico.

A continuación se describen los caracteres y estados de los caracteres seleccionados para cada nivel taxonómico de análisis (Familias, Géneros de Eutardigrada y Especies ibéricas de Eutardigrada) que se han integrado en varias matrices.

Los caracteres utilizados en la matriz de Familias se han listado en la Tabla 4.6.4; se corresponden a todos los posibles caracteres utilizados en taxonomía a este nivel de análisis. Se pueden agrupar en cuatro estructuras: los relacionados con la superficie externa del cuerpo, los órganos sensoriales, las uñas y el aparato bucofaríngeo.

- La presencia o ausencia de placas dorsales (carácter 1, Tabla 4.6.4) es el único carácter relacionado con la superficie del cuerpo de los tardígrados.
- Los órganos sensoriales que pueden aparecer en las distintas familias del *phylum* son: el cirro mediano, el cirro lateral A, los *clavae* y las papilas (caracteres 2 al 5, Tabla 4.6.4), todos ellos más representados entre las familias de Heterotardigrada que en las de Eutardigrada.
- Los caracteres que hacen referencia a características de las uñas (caracteres 6 al 12, Tabla 4.6.4) han sido difíciles de codificar, ya que en muchos casos parecía repetirse la información o no estar comparándose estructuras homólogas. Así, se han considerado estructuras no homólogas aquellas sobre las que están las uñas; por ello, los caracteres 6, 7 y 8 no se han incluido en un mismo carácter y aparecen como independientes.
- Finalmente, el carácter relacionado con el aparato bucofaríngeo (carácter 13, Tabla 4.6.4), se ha definido según el aspecto general del mismo (“tener aparato bucofaríngeo de tipo Heterotardigrada” o “tener aparato bucofaríngeo de tipo Eutardigrada”; Figuras 2.2.2. y 2.2.3), ya que la presencia o no de placoides, aspecto utilizado tradicionalmente para diferenciar entre clases, fue considerado no homólogo entre las clases Eutardigrada y Heterotardigrada en un reciente estudio de Eibye-Jacobsen (2001).

El análisis realizado con los Géneros de Eutardigrada se ha basado en los caracteres expuestos en la Tabla 4.6.5, que se detallan a continuación:

- El primer carácter hace referencia a la presencia o no de estructuras en la superficie del cuerpo de los tardígrados (carácter 1, Tabla 4.6.5). Inicialmente este carácter presentaba estados con los distintos tipos de escultura que pueden presentar los eutardígrados (poros, tubérculos, placas, etc.), pero la gran variabilidad interna de los géneros a este respecto hizo que finalmente se optase por “la presencia o no de alguno/s de los tipos de estructuras”.

Tabla 4.6.4: Listado de los caracteres utilizados en el análisis de las Familias de Tardigrada.

SUPERFICIE CUERPO

- 1.- Placas dorsales:
0 = ausentes
1 = presentes

ÓRGANOS SENSORIALES

- 2.- Cirro mediano:
0 = ausente
1 = presente
- 3.- Cirro lateral A:
0 = ausente
1 = presente
- 4.- *Clavae* primarias y secundarias:
0 = ausentes
1 = presentes
- 5.- Papilas cefálicas:
0 = ausentes
1 = presentes

UÑAS

- 6.- Uñas directamente sobre la pata:
0 = ausentes
1 = presentes
- 7.- Papilas sobre las que se encuentran las uñas:
0 = ausentes
1 = presentes
- 8.- Dígitos sobre las que se encuentran las uñas:
0 = ausentes
1 = 2 dígitos
2 = 6 dígitos
3 = 4 dígitos
- 9.- Simetría de las uñas respecto al plano medio de la pata:
0 = simétrica
1 = asimétrica
- 10.- Tabique entre las partes de las uñas:
0 = ausente
1 = presente
- 11.- Conexión entre las ramas de las uñas:
0 = no tiene uñas en los tres primeros pares de patas
1 = uñas independientes en cada pata
2 = ramas de las diplouñas no están conectadas
3 = tipo de conexión rígida
4 = tipo de conexión flexible
- 12.- Tramo común en las uñas:
0 = ausente
1 = presente

APARATO BUCOFRAÍNGEO

- 13.- Tipo de aparato bucofaríngeo:
0 = tipo Heterotardigrada
1 = tipo Eutardigrada

Tabla 4.6.5: Listado de los caracteres utilizados en el análisis de los Géneros de Eutardigrada. Rp = rama principal de las diploufias.

CUTÍCULA

1.- Escultura en la cutícula:

0 = lisa

1 = con algún tipo de escultura

ÓRGANOS SENSORIALES

2.- Lamelas alrededor de la boca:

0 = ausentes

1 = presentes

3.- *Papulae* alrededor de la boca:

0 = ausentes

1 = presentes

4.- Lóbulos alrededor de la boca:

0 = ausentes

1 = presentes

5.- Órganos sensoriales con forma de judía y con cilios modificados alrededor de la boca:

0 = ausentes

1 = presentes

6.- Papilas alrededor de la boca:

0 = ausentes

1 = presentes

7.- Órganos sensoriales elípticos dorsolaterales de la cabeza:

0 = ausentes

1 = presentes

8.- Papilas cefálicas laterales:

0 = ausentes

1 = presentes

9.- Anillo de cutícula arrugada alrededor de la boca:

0 = ausente

1 = presente

10.- Boca termina en un "hocico" protusible:

0 = ausente

1 = presente

Tabla 4.6.5 (Continuación)

APARATO BUCOFARÍNGEO

11.- Tipo de aparato bucofaríngeo:

- 0 = rígido
- 1 = flexible
- 2 = *diphascon* sin *goccia*
- 3 = *diphascon* con *goccia*

12.- Soporte de los estiletes:

- 0 = ausente
- 1 = presente

13.- Forma de la furca de los estiletes:

- 0 = ausente
- 1 = como *adorybiotus*
- 2 = como *macrobiotus*
- 3 = pequeña y recta
- 4 = de cuchara (como en el género *Platicrista*)
- 5 = tipo *milnesium*
- 6 = tipo *itaquascon*
- 7 = tipo *arrowsmithi*

14.- Forma de los apéndices de inserción de los músculos de los estiletes:

- 0 = no tiene apéndices
- 1 = gancho simétrico
- 2 = gancho abrupto asimétrico
- 3 = anillo ancho y plano, simétrico
- 4 = anillo muy ancho y plano, simétrico
- 5 = gancho dorsal
- 6 = cresta
- 7 = gancho asimétrico no abrupto
- 8 = formado por dos partes: ventralmente hay una pieza y dorsalmente hay dos piezas

15.- Lámina ventral:

- 0 = ausente
- 1 = presente

16.- Contenido del bulbo faríngeo:

- 0 = sin estructuras cuticulares
- 1 = con *listerelle*
- 2 = con placoides divididos

DIPLOUÑAS

17.- Diplouñas en el cuarto par de patas:

- 0 = ausentes
- 1 = presentes

Tabla 4.6.5 (Continuación)

- 18.- Diplouñas en los tres primeros pares de patas:
0 = ausentes
1 = presentes
- 19.- Tipo de conexión entre la rama principal y la secundaria:
0 = ausente
1 = rígida
2 = flexible
- 20.- Simetría de las uñas respecto al plano medio de la pata:
0 = simétrica
1 = asimétrica
- 21.- Tabiques entre las partes de las diplouñas:
0 = ausentes
1 = presentes
- 22.- Tramo común de las diplouñas:
0 = ausente
1 = presente
- 23.- Dos ganchos simétricos laterales en la base de las diplouñas:
0 = ausentes
1 = presentes
- 24.- Lúnulas en los tres primeros pares de patas:
0 = ausentes
1 = lisas
2 = dentadas
- 25.- Lúnulas en el cuarto par de patas:
0 = ausentes
1 = lisas
2 = dentadas
- 26.- Banda cuticular que une las diplouñas de cada pata:
0 = ausente
1 = presente
- 27.- Pedúnculo:
0 = ausente
1 = forma triangular
2 = forma trapezoidal

Tabla 4.6.5 (Continuación)

28.- Ángulo entre la rama principal y la rama secundaria en las diplouñas externas/posteriores:

0 = no se forma ángulo

1 = agudo y perfil curvado (forma de "V")

2 = casi 90°, perfil curvado y ramas principal y secundaria de tamaño similar o Rp un poco mayor

3 = casi 90°, perfil curvado y rama principal mucho mayor que la rama secundaria

4 = 90° y perfil recto (forma de "L")

5 = 180°

29.- Ángulo entre la rama principal y la rama secundaria en las diplouñas internas/anteriores:

0 = no se forma ángulo

1 = agudo y perfil curvado (forma de "V")

2 = casi 90°, perfil curvado y ramas principal y secundaria de tamaño similar o Rp un poco mayor

3 = casi 90°, perfil curvado y rama principal mucho mayor que la rama secundaria

4 = 90° y perfil recto (forma de "L")

5 = 180°

30.- Uñas con forma de pinza:

0 = ausentes

1 = presentes

31.- Diplouñas internas en todas las patas con estructura cuticular con forma de barra:

0 = ausentes

1 = presentes

32.- Diplouñas del cuarto par de patas con forma de gránulos vestigiales:

0 = ausentes

1 = presentes

33.- Rama secundaria de las diplouñas bi- o tripartidas:

0 = ausente

1 = presente

PATAS

34.- Reducción de las patas hasta muñones:

0 = ausente, patas de tamaño normal

1 = presente, patas reducidas a muñones

35.- Patas bilobuladas:

0 = ausentes

1 = presentes

HUEVOS

36.- Tipo de huevos (en las especies donde se conocen):

0 = liso, dentro de la exuvia

1 = con salientes, puesto libre

- El siguiente grupo de caracteres (caracteres 2 al 10, Tabla 4.6.5) engloba a todos los órganos sensoriales que pueden aparecer entre los eutardígrados: lamelas, *papulae*, lóbulos, papilas y otros (Figura 4.6.1), todos ellos caracteres binarios.

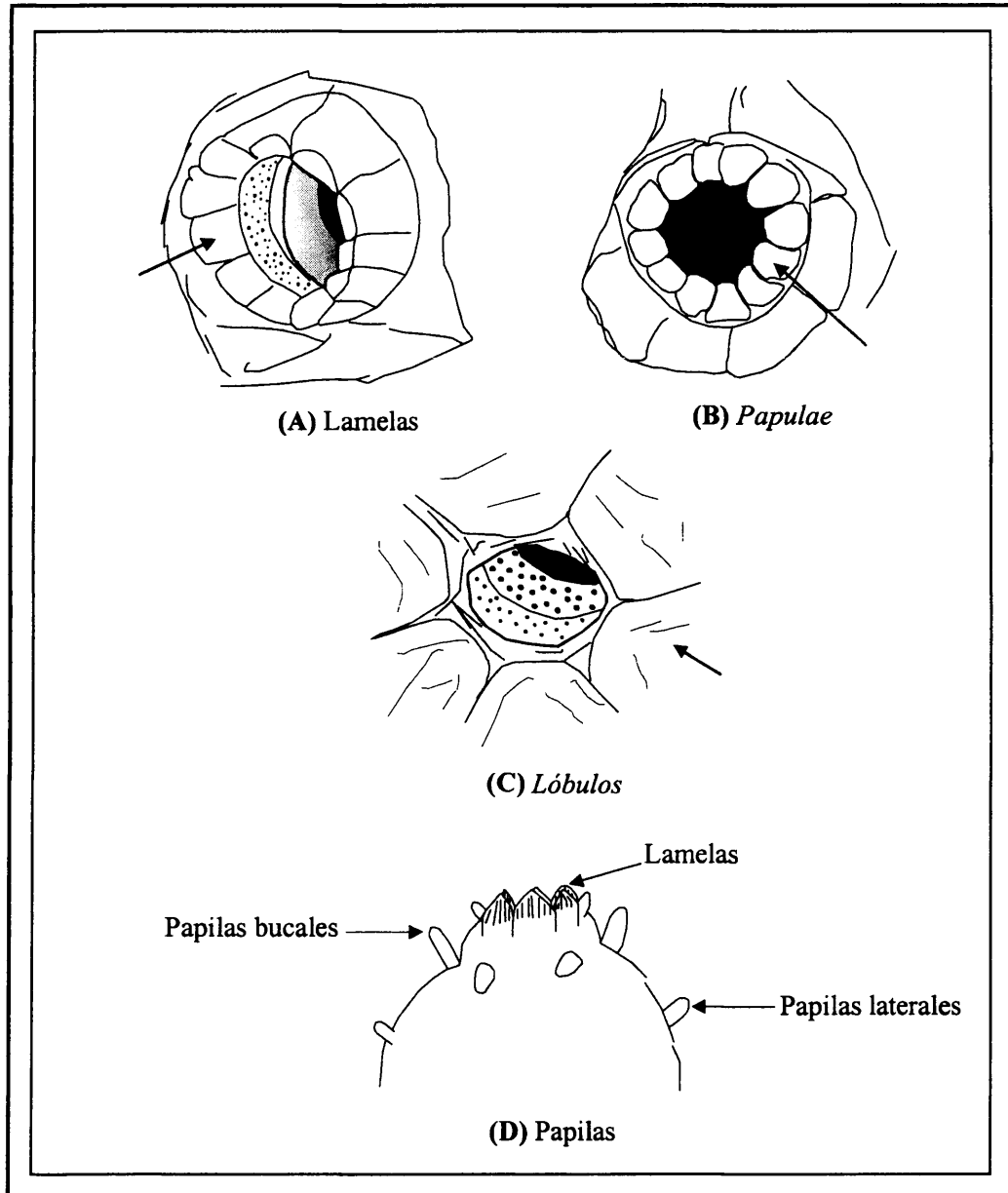


Figura 4.6.1: Tipos de órganos sensoriales que pueden aparecer en los eutardígrados. Figuras (A), (B) y (C) tomadas de Guidetti (1999).

- Los caracteres del 11 al 16 (Tabla 4.6.5 y Figura 4.6.2) aluden a distintos aspectos del aparato bucofaríngeo cuyo tipo (carácter 11, Tabla 4.6.5) se divide en cuatro estados. Aunque tradicionalmente se han descrito tres tipos

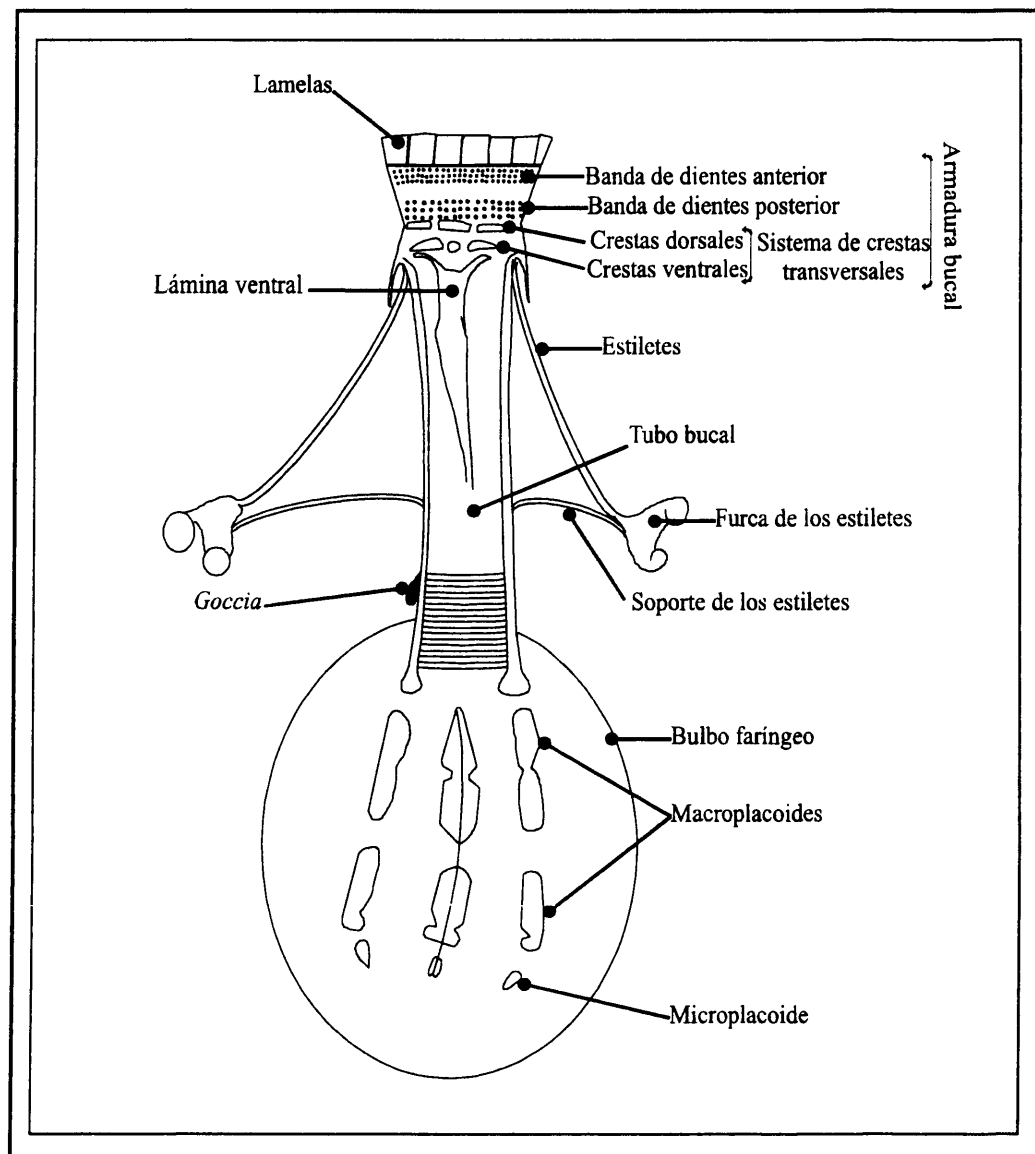


Figura 4.6.2: Esquema con las partes y estructuras que puede presentar el aparato bucofaríngeo.

de aparatos bucofaríngeos, a saber, rígido y tipo *diphascon* con y sin *goccia*, en este trabajo hemos añadido el aparato bucofaríngeo flexible. Guidetti y Pilato (2003) defendieron una separación entre el aparato bucofaríngeo tipo *diphascon* y el flexible; en el primer caso la estructura en espiral del tubo faríngeo está más marcada que en el segundo. Por otro lado, la presencia o ausencia de *goccia* se ha considerado dependiente del tipo aparato bucofaríngeo, y por ello es un estado más dentro del carácter “tipo de aparato bucofaríngeo”. La forma de la furca de los estiletes (carácter 13, Tabla 4.6.5) presenta 8 estados, que son muchos; a pesar de ello, parece que se trata de la misma estructura que presenta diversas formas, es decir, que

son homólogas (Figura 4.6.3). Algo parecido pasa con la forma de las apófisis de inserción de los músculos de los estiletes (AIME; carácter 14, Tabla 4.6.5) que presenta 9 estados (Figura 4.6.4) y, aunque en este caso se podrían reagrupar (gancho, anillo, cresta y con dos partes), eso haría perder información valiosa para géneros y especies. Finalmente, el contenido del bulbo faríngeo (carácter 16, Tabla 4.6.5) sí es una estructura homóloga (Eibye-Jacobsen, 2001) entre sus estados (sin estructuras cuticulares, *listerelle* y placoides; Figura 4.6.5) dentro de la clase Eutardigrada.

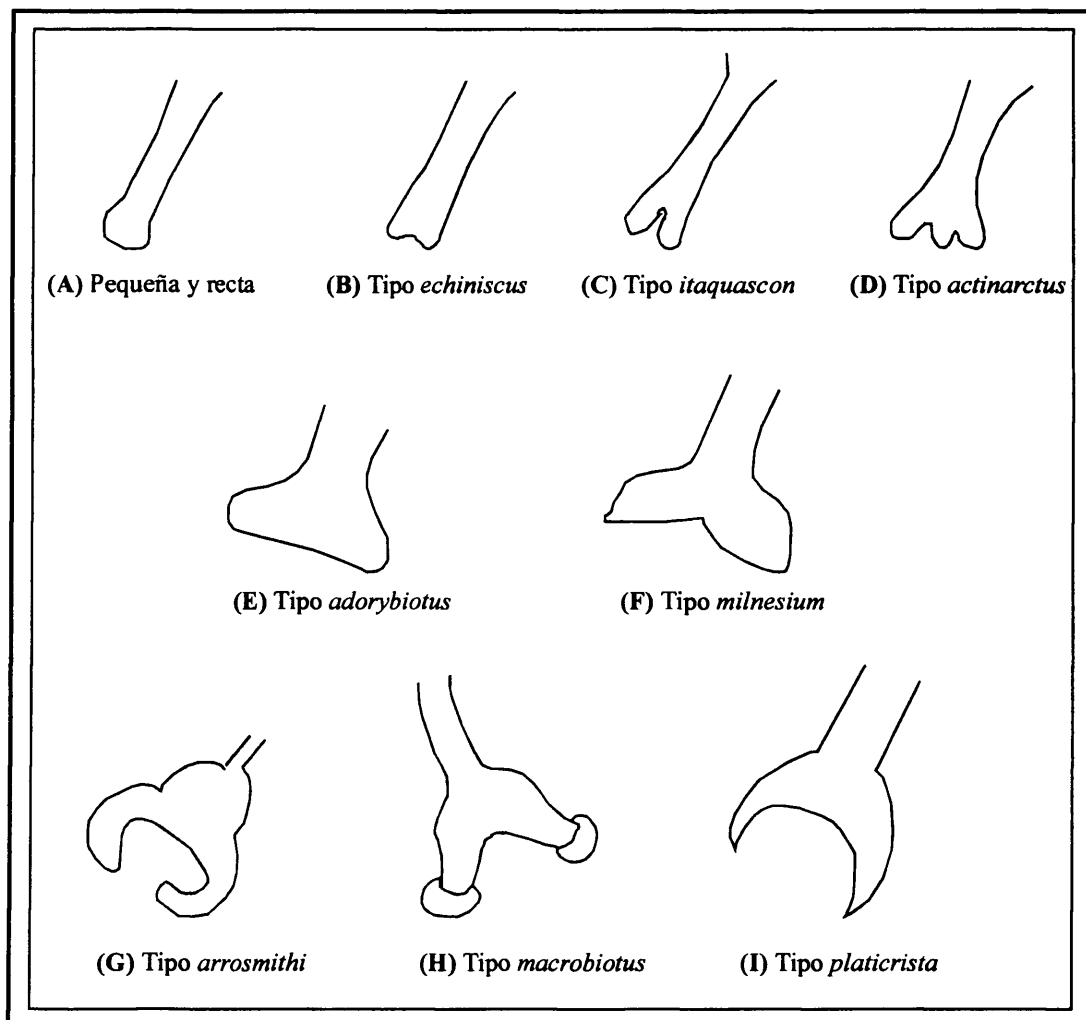


Figura 4.6.3: Tipos de formas que presenta la furca de los estiletes en Tardigrada.

- Otro gran grupo de caracteres son los que describen las características de las diplouñas (caracteres 17 al 33, Tabla 4.6.5). La presencia o ausencia de uñas en los distintos pares de patas (caracteres 17 y 18, Tabla 4.6.5), carác-

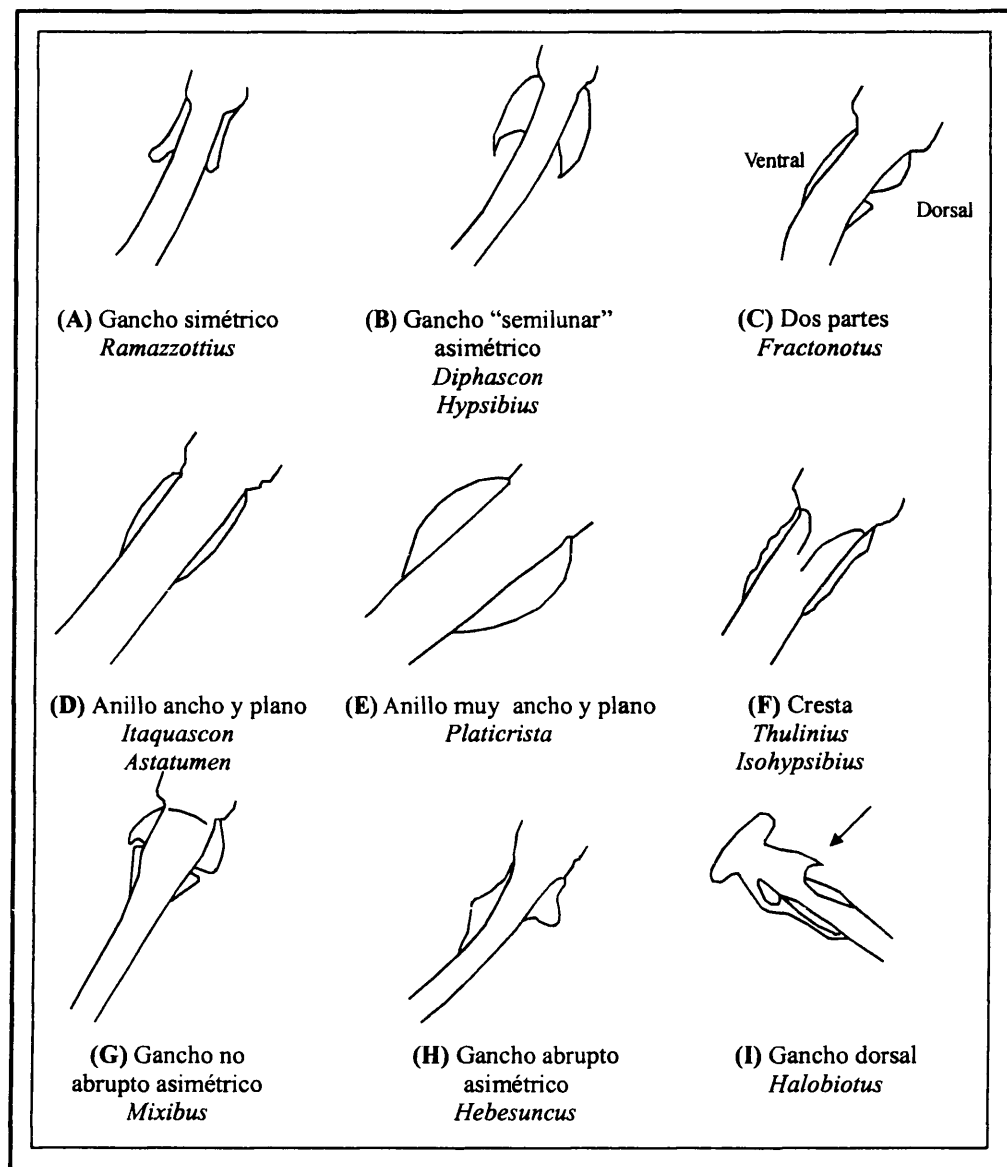


Figura 4.6.4: Tipos de apéndices de inserción de los músculos de los estiletes y ejemplos de los géneros donde aparecen.

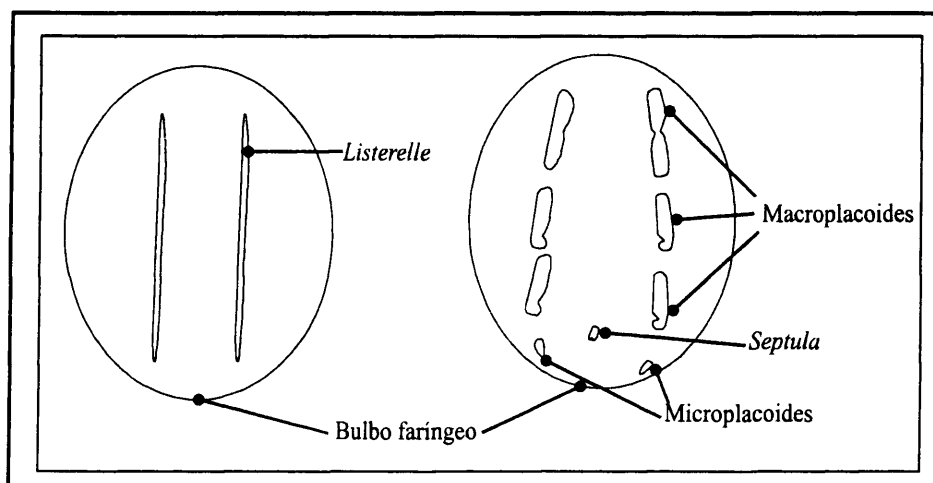


Figura 4.6.5: Fomas de los placoides que pueden aparecer dentro del bulbo faríngeo.

ter independiente en los tres primeros pares de patas respecto al cuarto par, caracteriza una serie de géneros. El tipo de conexión entre las ramas de las diplouñas (carácter 19, Tabla 4.6.5 y Figura 4.6.6), en aquellos taxones que no presentan uñas en los tres primeros pares de patas y/o en el cuarto par, es difícil de codificar.

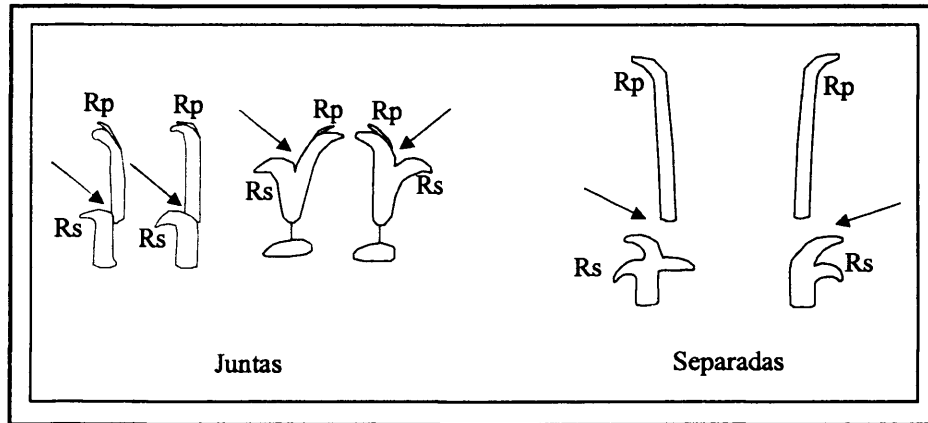


Figura 4.6.6: Tipos de conexión entre la rama principal (Rp) y la rama secundaria (Rs) en Eutardigrada

En este trabajo se ha considerado que el estado 0, separadas o no conectadas, puede definirlo razonablemente. Los caracteres 20 a 23 y 26 a 33 (Tabla 4.6.5) representan los cambios que se han producido en las diplouñas y que definen los distintos tipos (de diplouñas) que tradicionalmente se han utilizado en Eutardigrada (Figura 4.6.7 A-O). Las diplouñas tipo *macrobiotus* y *pullari* (Figura 4.6.7.C y E) se caracterizan por ser simétricas respecto al plano medio de la pata (carácter 20; Tabla 4.6.5 y Figura 4.6.8), presentar un ángulo en “V” entre las ramas principal y secundaria (estado 1 de los caracteres 28 y 29, Tabla 4.6.5 y Figura 4.6.7.E y C) y tener pedúnculo (carácter 27, estados 1 y 2 respectivamente, Tabla 4.6.5). La presencia de tabiques

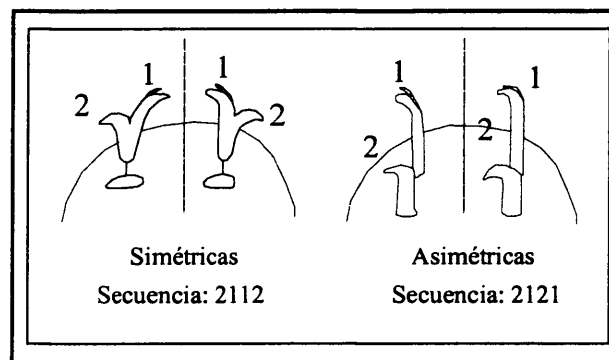


Figura 4.6.8: Simetría o asimetría respecto al plano medio de la pata de las diplouñas en Eutardigrada. 1 = rama principal; 2 = rama secundaria.

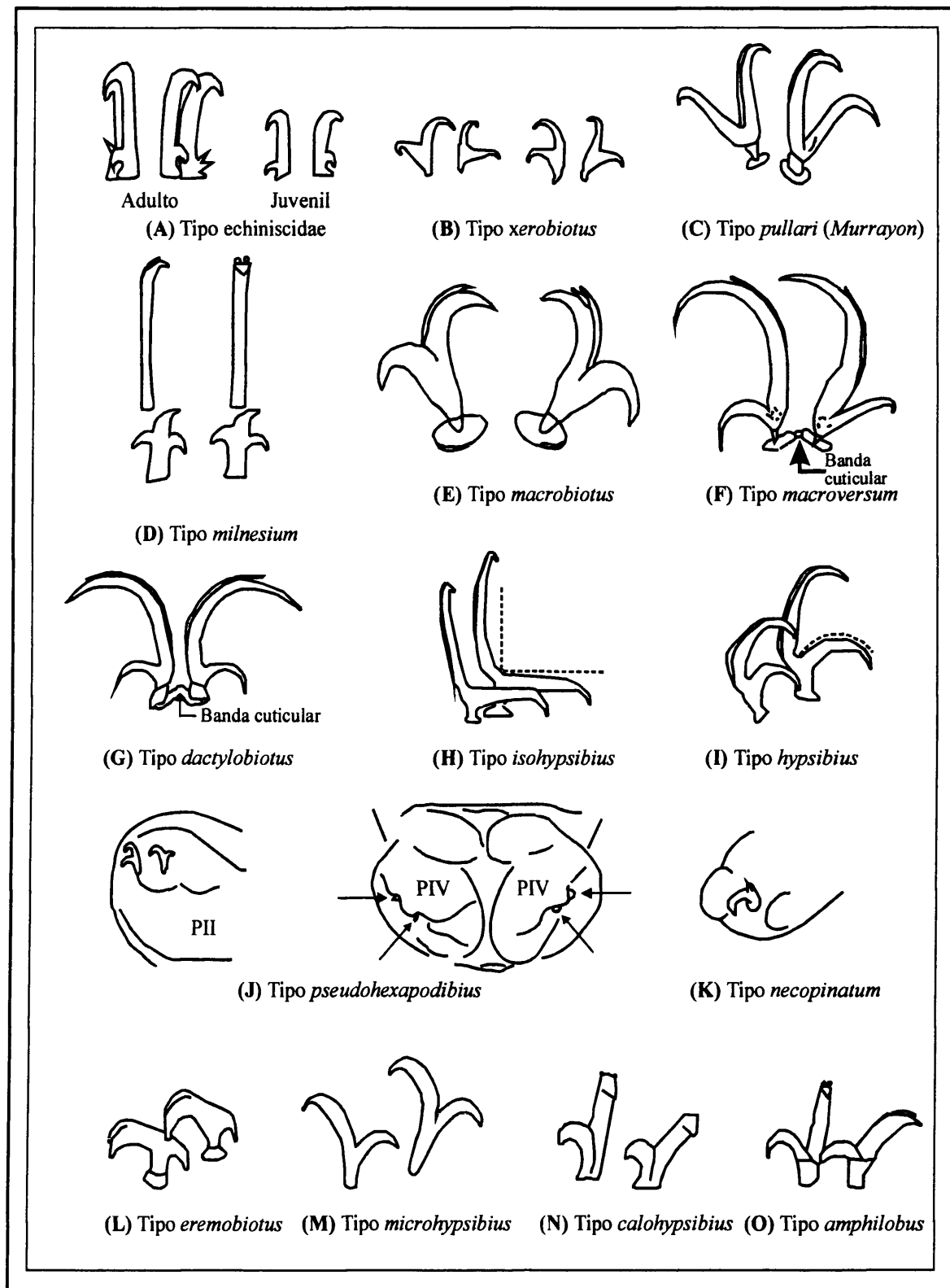


Figura 4.6.7: Tipos de uñas, denominadas por el taxón a partir del cual se definió. PII = segundo par de patas; PIV = cuarto par de patas. Modificado y completado a partir de Guidetti (1999).

entre las tres partes que componen las diplouñas, a saber, rama principal, rama secundaria y tramo común (carácter 21, Tabla 4.6.5) es característico de las uñas tipo *amphilobus* (Figura 4.6.7.O). La ausencia de tramo común en las uñas (carácter 22, Tabla 4.6.5) es característico de las uñas tipo *calohypsibius* (Figura 4.6.7.N). La diplouñas del género *Calcarobiotus* son las únicas que tienen dos ganchos simétricos laterales en la base de las diplouñas (carácter 23, Tabla 4.6.5 y Figura 4.6.9). La presencia de una barra cuticular que une ambas diplouñas de una misma pata (carácter 26, Tabla 4.6.5) es propia de las uñas *dactylobiotus* y *macroversum* (Figura 4.6.7.G y F), también definidas por

un ángulo entre las ramas principal y secundaria de casi 90° y con la rama principal mucho más larga que la secundaria (caracteres 28 y 29, Tabla 4.6.5). Los caracteres 28 y 29 (Tabla 4.6.5), ángulo entre las ramas principal y secundaria, presentan una gran variabilidad; la reagrupación o simplificación de los distintos estados de carácter supondría la pérdida de información muy importante a este nivel taxonómico,

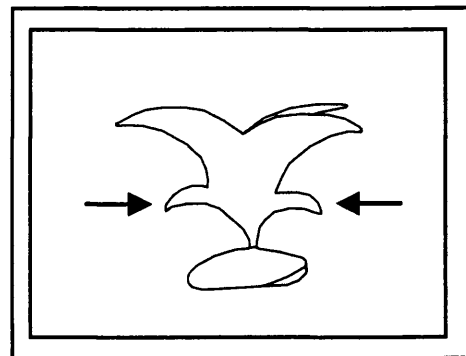


Figura 4.6.9: Ganchos simétricos laterales en la base de la diplouña, característicos de las diplouñas del género *Calcarobiotus*.

puesto que distinguen aspectos esenciales de los distintos tipos de diplouñas en Eutardigrada. Además, el ángulo de las diplouñas parece ser un carácter dependiente entre los tres primeros pares de patas, pero independiente con respecto al cuarto par de patas. El estado 2 de los caracteres 28 y 29, ángulo entre las ramas casi de 90° y tamaños de las ramas similares, está presente en las uñas tipo *hypsibius*, mientras que el estado 4, ángulo recto entre ambas ramas de la diplouña, aparece en las uñas tipo *isohypsibius* (caracteres 28 y 29, Tabla 4.6.5, Figura 4.6.7.I y H, respectivamente). Las uñas *eremobiotus* (Figura 4.6.7.L) son las únicas que presentan un ángulo de 180° entre las ramas principal y secundaria (caracteres 28 y 29, Tabla 4.6.5 y Figura 4.6.7 L). Los caracteres 30 y 32 (Tabla 4.6.5) definen dos tipos de diplouñas especiales: con forma de pinza y con forma de grá-

nulos vestigiales, exclusivos de los géneros *Necopinatum* y *Pseudohexapodibidus* respectivamente (Figura 4.6.7.K y J). Sólo en el género *Halobiotus* las diplouñas presentan una estructura cuticular con forma de barra en el lugar donde se encuentran las lúnulas de las diplouñas internas (carácter 31, Tabla 4.6.5 y Figura 4.6.10). El carácter 33 (Tabla 4.6.5) especifica una de las características exclusivas de las uñas tipo *milnesium* (Figura 4.6.7.D): la presencia de una rama secundaria bi o tripartida, que junto a la falta de conexión entre las ramas principal y secundaria (carácter 19, Tabla 4.6.5) definen este tipo de diplouñas. Las diplouñas tipo *microhypsibius* y *xerobiotus* (Figura 4.6.7.M y B) no presentan una característica única respecto al resto, sino que tienen una combinación de caracteres única entre las diplouñas de Eutardigrada. Las diplouñas *microhypsibius* son asimétricas, tienen una conexión rígida entre

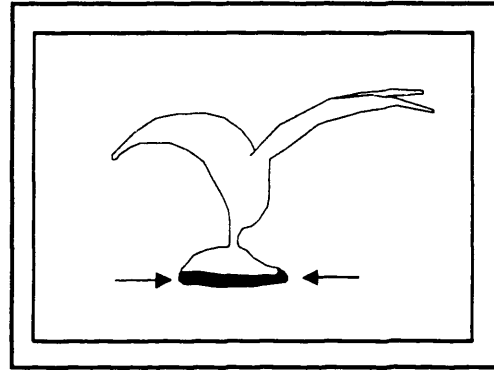


Figura 4.6.10: Estructura cuticular con forma de barra en la diplouña interna característica de las diplouñas del género *Halobiotus*.

- las ramas principal y secundaria, un tramo común que parece un continuo con la rama principal y un ángulo entre las ramas en "V". Las diplouñas tipo *xerobiotus* son uñas simétricas, con conexión rígida entre las ramas principal y secundaria, presentan tramo común y el ángulo entre las ramas principal y secundaria es recto. Las lúnulas de las diplouñas (caracteres 24 y 25, Tabla 4.6.5), su presencia o ausencia y la forma de sus márgenes, ofrece información filogenética en Eutardigrada. Se trata de un carácter independiente entre los tres primeros pares de patas respecto al cuarto par, ya que se dan distintas combinaciones entre las lúnulas de unas y otras patas.
- Existen dos caracteres (caracteres 34 y 35, Tabla 4.6.5), que hacen referencia a la forma y tamaño de las patas, cuya información es importante por ser característica de un grupo de géneros.
 - Finalmente, el tipo de huevos que presenta cada género (carácter 36, Tabla 4.6.5) añade información al estudio, aunque implica la inclusión de muchos *missing data* en los taxones para los que aún no se han descrito.

El análisis de las Especies ibéricas de Eutardigrada se ha realizado con los caracteres listados en la Tabla 4.6.6 y que se describen a continuación:

- Los primeros once caracteres (Tabla 4.6.6) hacen referencia a las estructuras que pueden aparecer en la cutícula de los tardígrados (poros, granulación, rugosidades, franjas marrones, tubérculos, *gibossità*, placas, retículos, espinas y *pillars*). Puesto que hay dudas sobre si son o no estructuras homólogas y pueden aparecer varias de ellas a la vez, se han considerado independientes y, por ello, cada estructura aparece codificada como tal. Algunos de los caracteres relacionados con la cutícula presentan muchos estados, como por ejemplo el carácter 7, pero no se han podido simplificar puesto que se hubiera perdido información valiosa para las especies estudiadas.
- El segundo grupo de caracteres son los órganos sensoriales (caracteres 12 a 18, Tabla 4.6.6), algunos de los cuales se han representado en la Figura 4.6.1. Los órganos sensoriales que pueden aparecer alrededor de la boca (*papulae*, papilas, lamelas y lóbulos) se han considerado independientes. Todos ellos parecen ser estructuras sensoriales y se encuentran situados en la misma región (normalmente cerca de la apertura bucal), pero el hecho de que puedan aparecer simultáneamente hasta dos de ellas, puede estar indicando que se trata de estructuras independientes.
- La información correspondiente al aparato bucofaríngeo se encuentra en los caracteres 19 a 29 (Tabla 4.6.6). En primer lugar están los caracteres que describen la armadura bucal de las especies (caracteres 19, 20 y 21, Tabla 4.6.6 y Figura 4.6.11), siempre y cuando esté presente. La banda de dientes anterior y posterior y el sistema de crestas transversales componen la armadura bucal (Figura 4.6.11) y se han considerado caracteres independientes, porque la presencia de unas estructuras no parece condicionar la de las otras. El tipo de aparato bucofaríngeo (carácter 22, Tabla 4.6.6) es un carácter que se ha tratado tal y como se ha descrito en el análisis de los Géneros de Eutardigrada, únicamente se ha añadido una diferenciación entre aquellos que tienen el aparato bucofaríngeo rígido: los que lo tienen recto y con el mismo diámetro en toda su longitud y los que lo tienen con forma de embudo. La presencia o ausencia de la *goccia* en el tubo bucal se ha incluido dentro de los estados del “tipo de aparato bucofaríngeo”, ya que es dependiente de que el aparato bucofaríngeo sea de tipo *diphascon*.

Tabla 4.6.6: Listado de los caracteres utilizados en el análisis de las Especies ibéricas de la clase Eutardigrada. Rp = rama principal de las diplouñas.

CUTÍCULA

1.- Cutícula lisa:

0 = ausente

1 = presente

2.- Poros en la cutícula:

0 = ausentes

1 = pequeños, redondos y/o elípticos

2 = de formas variadas

3 = redondos

3.- Granulación en la cutícula:

0 = ausente

1 = fina y regular sólo en la región caudal

4.- Cutícula arrugada:

0 = ausente

1 = presente

5.- Franjas marrones en la cutícula:

0 = ausentes

1 = 9 franjas transversales marrones

2 = 9 franjas transversales marrones + 5 longitudinales

6.- Tubérculos en la cutícula:

0 = ausentes

1 = dispuestos regularmente

2 = dispuestos irregularmente

7.- *Gibossità* en la cutícula:

0 = ausentes

1 = dispuestas irregularmente

2 = en 7 franjas transversales

3 = en 8 franjas transversales

4 = en 9 franjas transversales

5 = en 10 franjas transversales

8.- Placas irregulares en la cutícula:

0 = ausentes

1 = sólo en la región caudal

2 = en todo el cuerpo

3 = con placas y papilas dispuestas irregularmente

Tabla 4.6.6 (Continuación)

9.- Cutícula reticulada:

0 = ausente

1 = presente

10.- Espinas en la cutícula:

0 = ausentes

1 = dispuestas en filas transversales

11.- *Pillars* en la cutícula:

0 = ausentes

1 = presentes

ÓRGANOS SENSORIALES

12.- *Papulae* alrededor de la boca:

0 = ausentes

1 = presentes

13.- Lamelas alrededor de la boca:

0 = ausentes

1 = presentes

14.- Papilas alrededor de la boca:

0 = ausentes

1 = presentes

15.- Lóbulos alrededor de la boca:

0 = ausentes

1 = presentes

16.- Anillo de cutícula arrugada alrededor de la boca:

0 = ausente

1 = presente

17.- Órganos sensoriales elípticos dorsolaterales de la cabeza:

0 = ausentes

1 = presentes

18.- Papilas cefálicas laterales:

0 = ausentes

1 = presentes

APARATO BUCOFARÍNGEO

19.- Sistema de crestas transversales en la armadura bucal:

0 = ausente

1 = presente

Tabla 4.6.6 (Continuación)

20.- Banda de dientes posterior en la armadura bucal:

- 0 = ausente
- 1 = presente, 1 fila de dientes
- 2 = presente, varias filas de dientes

21.- Banda de dientes anterior en la armadura bucal

- 0 = ausente
- 1 = presente, varias filas de dientes

22.- Tipo de aparato bucofaríngeo:

- 0 = rígido con mismo diámetro en toda su longitud
- 1 = rígido con forma de embudo
- 2 = flexible
- 3 = tipo *diphascón* sin *goccia*
- 4 = tipo *diphascón* con *goccia*

23.- Contenido del bulbo faríngeo:

- 0 = sin estructuras cuticulares
- 1 = con *listerelle*
- 2 = con macropilacoides
- 3 = con macropilacoides y micropilacoides
- 4 = con macropilacoides y con *septula*
- 5 = con macropilacoides, con micropilacoides y con *septula*

24.- Número y forma de los macropilacoides:

- 0 = ausentes
- 1 = 2 macropilacoides con forma de gránulo
- 2 = 2 macropilacoides con forma de gránulo largo
- 3 = 2 macropilacoides con forma de bastoncillo corto
- 4 = 2 macropilacoides con forma de bastoncillo largo
- 5 = 3 macropilacoides con forma de gránulo
- 6 = 3 macropilacoides con forma de gránulo largo
- 7 = 3 macropilacoides con forma de bastoncillo corto
- 8 = 3 macropilacoides con forma de bastoncillo largo
- 9 = 4 macropilacoides con forma de gránulo largo

25.- Micropilacoides muy separado del tercer macropilacoides:

- 0 = ausente
- 1 = presente

26.- Soporte de los estiletes:

- 0 = ausente
- 1 = presente

Tabla 4.6.6 (Continuación)

27.- Forma de la furca de los estiletes:

- 0 = pequeña y recta (similar a la del género *Echiniscus*)
- 1 = tipo *itaquascon*
- 2 = tipo *adorybiotus*
- 3 = tipo *milnesium*
- 4 = tipo *macrobiotus*
- 5 = forma de cuchara (como en el género *Platicrista*)

28.- Lámina ventral:

- 0 = ausente
- 1 = presente

29.- Forma de los apéndices de inserción de los músculos de los estiletes:

- 0 = no tiene apéndices
- 1 = gancho simétrico
- 2 = gancho asimétrico abrupto
- 3 = gancho asimétrico no abrupto
- 4 = anillo ancho y plano simétrico
- 5 = anillo muy ancho y plano simétrico
- 6 = cresta

DIPLOUÑAS

30.- Tramo común de las diplouñas:

- 0 = ausente
- 1 = presente

31.- Simetría de las uñas respecto al plano medio de la pata:

- 0 = simétrica
- 1 = asimétrica

32.- Conexión entre las ramas de las diplouñas:

- 0 = ausente
- 1 = rígida
- 2 = flexible
- 4 = uñas independientes en cada pata (sólo cuando el grupo externo es *Thermozodium*)

33.- Banda cuticular que une las diplouñas de cada pata:

- 0 = ausente
- 1 = presente

34.- Pedúnculo:

- 0 = ausente
- 1 = forma triangular
- 2 = forma trapezoidal

Tabla 4.6.6 (Continuación)

35.- Ángulo entre la rama principal y la rama secundaria en las diplouñas:

- 0 = no se forma ángulo
- 1 = agudo y perfil curvado (forma de "V")
- 2 = casi 90°, perfil curvado y ramas principal y secundaria de tamaño similar o Rp un poco mayor
- 3 = casi 90°, perfil curvado y rama principal mucho mayor que la rama secundaria
- 4 = 90° y perfil recto ("forma de "L")
- 5 = 180°

36.- Rama secundaria de las diplouñas bi- o tripartidas:

- 0 = ausente
- 1 = presente

37.- Tamaño de la rama secundaria en los tres primeros pares de patas respecto al cuarto par de patas:

- 0 = igual o mayor
- 1 = menor

38.- Base de las diplouñas en los tres primeros pares de patas:

- 0 = lisa
- 1 = con espinas
- 2 = lúnulas pequeñas y lisas
- 3 = lúnulas pequeñas y dentadas
- 4 = lúnulas grandes y lisas
- 5 = lúnulas grandes e irregulares
- 6 = lúnulas grandes y dentadas

39.- Base de las diplouñas en el cuarto par de patas:

- 0 = lisa
- 1 = con espinas
- 2 = lúnulas pequeñas y lisas
- 3 = lúnulas pequeñas y irregulares
- 4 = lúnulas pequeñas y dentadas
- 5 = lúnulas grandes y lisas
- 6 = lúnulas grandes e irregulares
- 7 = lúnulas grandes y dentadas

PATAS

40.- Granulación en las patas alrededor de las uñas:

- 0 = ausente
- 1 = presente

Tabla 4.6.6 (Continuación)

OTRAS ESTRUCTURAS

41.- Papila triangular dorsal:

0 = ausente

1 = presente

HUEVOS

42.- Estructuras salientes de los huevos:

0 = lisas

1 = cónico-bulbosas o tronco-cónicas

2 = conos con punta larga

3 = hemisféricas

4 = cálices invertidos

5 = lóbulos

6 = mamiformes

7 = forma de volcán

8 = tubos con filamento largo

9 = tubos

43.- Superficie de las estructuras salientes de los huevos:

0 = lisa

1 = reticulada

2 = punteada

3 = rugosa

4 = con polígonos

5 = alveolada

6 = con espinas

44.- Superficie del huevo entre las estructuras salientes:

0 = lisa

1 = con polígonos que le dan aspecto de malla

2 = con poros

3 = punteada

4 = con gránulos

5 = con sustancia mucilaginosa

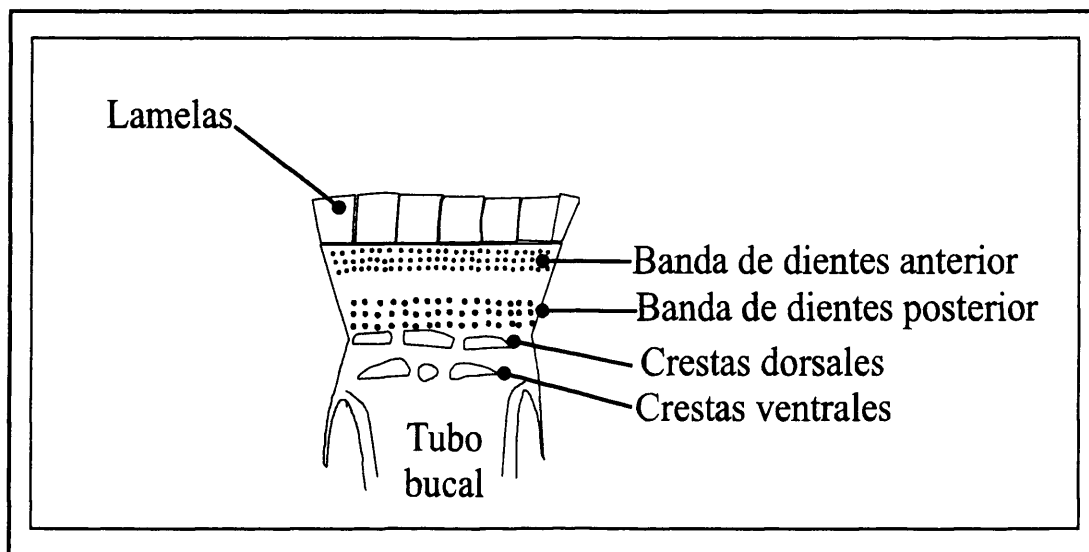


Figura 4.6.11: Representación de los componentes de la armadura bucal en Eutardigrada.

El contenido del bulbo faríngeo (carácter 23, Tabla 4.6.6) tiene más estados que en el análisis de Géneros de Eutardigrada, ya que se ha incluido la presencia o ausencia de macroplacoides, microplacoides y/o *septula* (Figura 4.6.5). La información del carácter 24 (Tabla 4.6.6 y Figura 4.6.12), número y forma de los macroplacoides, solapa con parte de la información del carácter 23, pero la fusión de ambos caracteres supondría un número excesivo de estados, y la reagrupación de algunos de los estados, la pérdida de información taxonómica muy valiosa. Tanto la forma de la furca, como la de los apéndices de inserción de los músculos de los estiletes (AIME), se ha considerado de igual manera que en el análisis de los Géneros de Eutardigrada (Figuras 4.6.3 y 4.6.4, respectivamente).

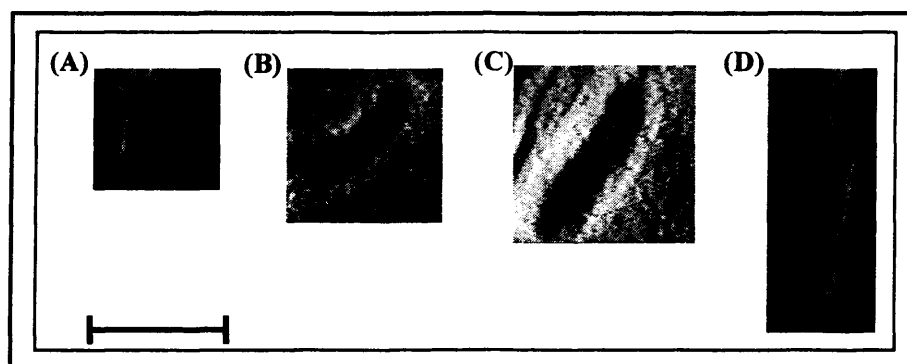


Figura 4.6.12: Posibles morfos de los macroplacoides en Eutardigrada. (A) forma de gránulo, (B) forma de gránulo largo, (C) forma de bastoncillo corto y (D) forma de bastoncillo largos. Barra = 5 μ m.

- Las características que definen las diplouñas son las mismas que en el análisis de Géneros (caracteres 30 a 37, Tabla 4.6.6 y Figuras 4.6.6, 4.6.7 y 4.6.8). Las características del tamaño y la forma de la base de las diplouñas suponen una fuente importante de información, a pesar de contar con tantos estados (caracteres 38 y 39, Tabla 4.6.6).
- La información referente a los huevos (caracteres 42, 43 y 44, Tabla 4.6.6 y Figura 4.6.13) cuenta con muchos *missing data*, porque aún no se han encontrado huevos asociados a muchas de las especies, debido al pequeño tamaño que tienen. A pesar de ello, es información que debe analizarse puesto que puede esclarecer algunas relaciones.

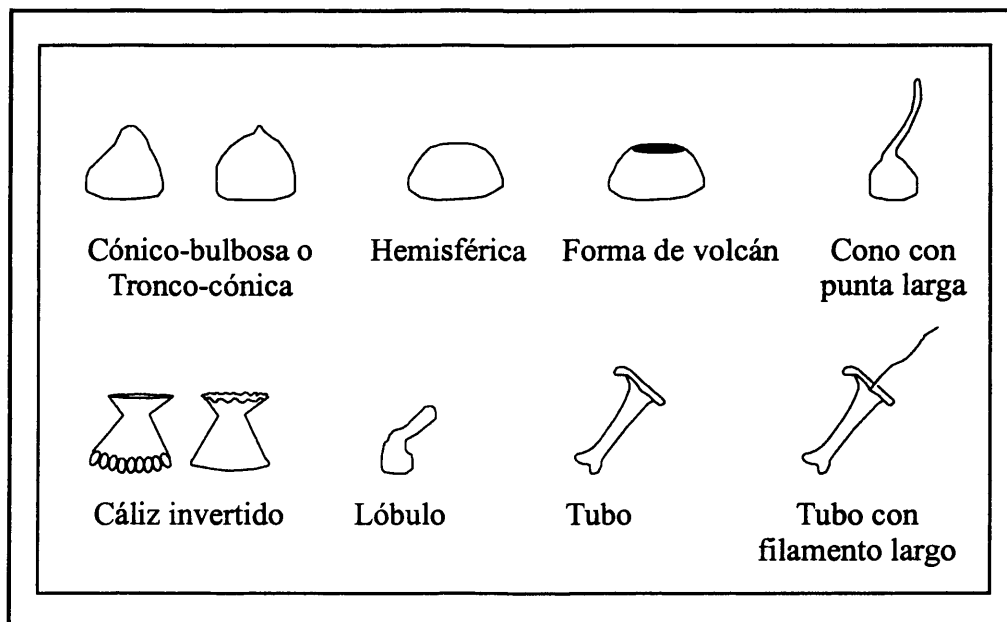


Figura 4.6.13: Algunas de las formas que pueden presentar las estructuras salientes de los huevos en Eutardigrada

4.6.2.- Tratamiento de los caracteres

Una cuestión inicial a la hora de realizar un análisis filogenético es determinar la ordenación de los caracteres y de los cambios de estado en los caracteres. Existen dos tipos de ordenaciones: no aditiva o desordenada (también denominada Parsimonia de Fitch) y aditiva u ordenada (denominada Parsimonia de Wagner). En el primer caso, el cambio de un estado a otro vale lo mismo, la reversibilidad es libre, mientras que en el segundo caso, los cambios de estado no valen lo mismo entre todos los estados del carácter (Figura 4.6.14). Hay dos tipos de Parsimonia de Wagner: la Parsimonia de Dollo, que

excluye las convergencias y los paralelismos, y la Parsimonia de Camin-Sokal, que excluye las reversiones.

En ninguno de los análisis filogenéticos (Exacto, Ratchet y Bayesiano) se han ordenado ni polarizado los estados de los caracteres, porque un estudio detallado tanto de la bibliografía relacionada, como del material al que se ha tenido acceso (el propio recogido para este trabajo y lo estudiado y fotografiado de la colección de tardígrados del Departamento de Biología Animal de la *Università degli studi di Modena e Reggio Emilia*) no han clarificado ni las relaciones entre estados, ni su evolución. Se ha selec-

cionado, siempre que se ha dado opción, la optimización DELTRAN (*DELays the TRANSformation*), cuyo efecto es favorecer los paralelismos frente a las reversiones entre árboles igualmente parsimoniosos.

Un punto sobre el que existe cierta controversia es respecto al pesaje o no de los caracteres. Hay autores que defienden que tiene sentido si los efectos de un carácter son muy extremos (Sneath y Sokal, 1973; Emerson y Hastings, 1998), aunque hay otros (Neff, 1986; Goloboff, 1998a y b) para los que todas las sinapomorfias son igualmente informativas y, por ello, deben tratarse por igual. Parece que lo más objetivo es tratar previamente toda la información como igualmente informativa y que la estadística, junto con los criterios seleccionados a través de los distintos programas y algoritmos, sean los que determinen la “mayor o menor importancia” de los distintos caracteres.

Sí se ha querido estudiar la homoplasia de cada uno de los caracteres mediante el análisis de compatibilidad, ya que podría ser útil a la hora de interpretar los resultados filogenéticos obtenidos con las diferentes aproximaciones. Estabrook (1983) creó un método de análisis de compatibilidad, a través del cual poder determinar la homoplasia, medida aquí por la incompatibilidad entre dos caracteres dados. Esencialmente, consiste en hacer una tabla de contingencia con los distintos estados de un carácter en las columnas y los estados del otro carácter, con el que se quiere comparar, en las filas. En la intersección de los estados de los dos caracteres se sitúan los taxones que presentan esos estados para esos caracteres. Habrá intersecciones vacías. El objetivo es moverse

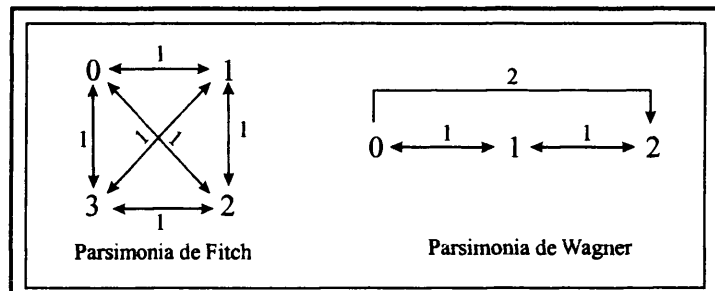


Figura 4.6.14: Tipos de ordenación de los estados de los caracteres.

desde cualquiera de las celdas ocupadas con taxones hasta otra celda ocupada con otros taxones, sin volver a pasar por una celda ya visitada. Si es posible volver a la celda inicial siguiendo estas reglas los dos caracteres son incompatibles, si no se puede volver, son compatibles (Estabrook, 1983 y 1984).

Existen diversos programas, que se pueden obtener en internet (<http://evolution.genetics.washington.edu/phylip/software.html#Compatibility>), que realizan el estudio de compatibilidad, de entre ellos se ha seleccionado el programa CLINCH versión 2.0 (*CLadistic Inference by the Compatibility of Hypotheses*), desarrollado por Fiala en 1984, que permite el estudio de caracteres multiestado. Los únicos limitantes de este programa, como en otros, es que no admite ni polimorfismos, ni más de 50 taxones o 50 caracteres. Por esta razón los polimorfismos se han codificado como *missing data*, y así el programa trata a los taxones polimórficos como si pudieran tener cualquier estado, que es lo más aproximado al polimorfismo. El análisis de compatibilidad detecta conflictos entre los caracteres (incompatibilidades), causados por paralelismos y/o reversiones (procesos generadores de homoplasia) que no son reconocidos *a priori* (Meacham, 1984).

Hay tres razones por las que pueden aparecer incompatibilidades entre los caracteres (Meacham y Estabrook, 1985; Crins, 1990): (1) errores al determinar las homologías entre los estados de carácter, (2) reversiones en las tendencias evolutivas dentro del grupo y (3) orígenes independientes de los caracteres (paralelismos o convergencias). El objetivo del análisis es encontrar un conjunto con el mayor número de caracteres mutuamente compatibles que se denomina *clique* (Meacham y Estabrook, 1985). *Cliques* con un elevado número de caracteres de la matriz original revelan un elevado nivel de consistencia interna.

4.6.3.- Grupos externos

Una forma de polarizar los caracteres y enraizar los árboles que se obtengan en cada estudio es introducir en el análisis un *outgroup* (o grupo externo). En este trabajo se van a comparar los resultados obtenidos con distintos grupos externos. En primer lugar, se va a utilizar un grupo externo hipotético con todos los estados de todos los caracteres con valor 0 (OUT 0 en la Tabla 4.6.7) tanto para la matriz de Familias como para la de Géneros de Eutardigrada y la de Especies ibéricas de Eutardigrada. En segundo lugar, se va a emplear el fósil Cámbrico encontrado en Rusia (Fósil Cámbrico en la Tabla 4.6.7; Maas y Walocezk, 2000 y <http://biosys-serv.biologie.uniulm.de/sektion/dieter/noncrustacean/noncrusta-cean.html>) en la matriz de Familias y en la de Géneros de

Eutardigrada, pero no en la de Especies ibéricas de Eutardigrada, ya que se trata de un grupo externo muy alejado en el tiempo. En tercer lugar, se va a usar el fósil encontrado en New Jersey, *Milnesium swolenskyi* (Fósil *Milnesium* en la Tabla 4.6.7; Bertolani y Grimaldi, 2000), que sólo se puede utilizar en las matrices de Géneros de Eutardigrada y Especies ibéricas de Eutardigrada, porque pertenece a la familia Milnesiidae (Apochela, Eutardigrada, Tardigrada). Otros fósiles de tardígrados son mucho más recientes y se incluyen dentro de las familias del *phylum* Tardigrada ya existentes, por ejemplo, *Beorn leggi* de la familia Macrobiotidae (Cooper, 1964) y el citado *Milnesium swolenskyi*, lo que los invalida para ser grupos externos en el análisis de las familias del *phylum*. Por otro lado, fósiles más antiguos utilizados en los análisis entre *phyla* de invertebrados, como por ejemplo *Anomalocaris*, está demasiado alejado del *phylum* Tardigrada y no permite una fácil determinación de la homología entre los caracteres morfológicos. Finalmente, se determinará la conveniencia de utilizar uno de los taxones del análisis de las Familias de Tardigrada como grupo externo en la matriz de Géneros de Eutardigrada y en la de Especies ibéricas de Eutardigrada. En la Tabla 4.6.7 se presentan las matrices finales que se van a analizar, teniendo en cuenta los distintos grupos externos mencionados.

Tabla 4.6.7: Matrices finales que se van a analizar según los distintos grupos externos. EUT = clase Eutardigrada; HT = clase Heterotardigrada y MT = clase Mesotardigrada. OUT 0 = grupo externo con todos los estados 0.

TAXONES ANALIZADOS	GRUPOS EXTERNOS			
	OUT 0	Fósil Cámbrico	Fósil <i>Milnesium</i>	Familia de HT o MT
Familias Tardigrada	✓	✓		
Géneros Eutardigrada	✓	✓	✓	✓
Especies ibéricas EUT	✓		✓	✓

4.6.4.- Análisis filogenéticos

El estudio de las relaciones filogenéticas de los tardígrados se ha abordado conforme a dos perspectivas: el criterio de Parsimonia y la inferencia Bayesiana. Ambas aproximaciones trabajan directamente con los datos, a diferencia de otros análisis que lo hacen a través de índices, y estudian la contribución carácter por carácter (Lewis, 2001). El criterio de parsimonia busca maximizar el número de sinapomorfias interpretables como homólogas (Platnick, 1993), seleccionando la hipótesis filogenética con menor

cantidad de homoplasia, es decir, convergencias, reversiones y paralelismos de los estados de los caracteres (Farris, 1970), tratando de minimizar las hipótesis de homoplasia (Kluge, 2001). El criterio de parsimonia se ajusta al principio, básico en ciencia, de la “navaja de Ockham”: dadas distintas soluciones posibles a un problema, la solución preferida es la más económica (Scotland, 1992). Por otro lado, la inferencia filogenética Bayesiana busca la hipótesis óptima, la que maximiza la denominada probabilidad *a posteriori* (*posterior probability*). Esta probabilidad se interpreta como la de que un árbol concreto sea el correcto y se calcula bien a partir de información previa disponible, bien a través de un análisis de máxima probabilidad (*Maximum Likelihood*, ML), que estime los valores de la probabilidad *a posteriori*.

El análisis cladístico que determina las relaciones genealógicas entre taxones, se basa en el criterio de parsimonia, y tiene como objetivo encontrar el o los árboles (o cladogramas) óptimos, es decir, aquellos con menor número de pasos, los más parsimoniosos (Swofford y Begle, 1993). En este sentido, existen, tradicionalmente, dos tipos de algoritmos o métodos cladísticos: exactos y heurísticos. Los métodos exactos garantizan encontrar el/los árbol/es óptimos, lo que implica una importante inversión de tiempo para matrices de datos relativamente grandes (Swofford y Begle, 1993). Existen dos tipos de búsqueda dentro de los algoritmos exactos: la búsqueda exhaustiva y el algoritmo *Branch-and-Bound*. La primera evalúa todos los árboles posibles, por lo que garantiza encontrar el o los árboles óptimos, pero requiere una gran cantidad de tiempo y es viable sólo para estudios de hasta 11 taxones (Swofford y Begle, 1993). El algoritmo *Branch-and-Bound* identifica el o los árboles óptimos sin tener que evaluar todos los árboles posibles. Esto lo resuelve calculando las posibles topologías y abandonando aquellas que sobrepasen la mínima longitud encontrada hasta ese momento. Este algoritmo, a pesar de disminuir el tiempo computacional respecto a la búsqueda exhaustiva, también presenta un límite, no puede analizar más de 20-25 taxones, según lo compleja que sea la matriz (Goloboff, 1998a).

Los algoritmos heurísticos se suelen utilizar para el análisis de grandes matrices de datos en las que no se pueden aplicar los métodos exactos. Estos algoritmos sacrifican la posibilidad de encontrar el o los árboles óptimos, en favor de disminuir el tiempo computacional y poder trabajar con matrices de mayor tamaño (Swofford y Begle, 1993). Los métodos heurísticos, de prueba-error, utilizan un árbol inicial para comenzar el proceso, a partir de la topología de ese árbol inicial buscan uno cuya longitud sea menor;

cuando la longitud de ese árbol no se puede mejorar, el análisis se detiene (Swofford y Begle, 1993).

Estos métodos utilizan dos estrategias: *stepwise addition* y *branch swapping* (Swofford y Begle, 1993). *Stepwise addition* (adición por pasos) actúa conectando los taxones, uno cada vez, en un árbol, hasta que se han añadido todos los taxones. Inicialmente se cogen tres taxones, a continuación se selecciona el siguiente taxón que se va a añadir y se evalúan las posibles posiciones de este nuevo taxón. Aquel árbol en el que la posición del nuevo taxón suponga un aumento mínimo de la longitud es el que se selecciona. El proceso termina, como se ha indicado, cuando se añaden todos los taxones. Hay cuatro formas posibles de añadir los taxones: (1) *as is*, en el que los taxones se añaden en el mismo orden en el que se presentan en la matriz, (2) *closest*, en el que se evalúan todos los árboles posibles con los tres taxones iniciales, para luego ir añadiendo el resto de los taxones, (3) *simple*, en el que también se determina *a priori* el orden de adición de los taxones según la distancia entre ellos y (4) *random*, en el que la adición de taxones es al azar. *Branch swapping* (permutación de las ramas) es una estrategia heurística que consiste en reordenar las ramas de un árbol hasta encontrar el más corto. Inicialmente toma los mejores árboles que se hayan encontrado hasta el momento, les corta una rama y la mueve a otras partes del árbol, calculando en cada caso la longitud que éste adquiere. Tres de los métodos de reordenación son los más utilizados:

- (1) *nearest neighbour interchange* (NNI), en el que se intercambian subárboles cercanos del cladograma inicial,
- (2) *subtree pruning and regrafting* (SPR), en el que se elimina un subárbol de una zona del árbol y se traslada a una posición distinta y alejada de la que tenía, y
- (3) *tree bisection and reconnection* (TBR), en el que el árbol se corta a lo largo de una rama, obteniéndose dos subárboles, que se vuelven a conectar en todas las posiciones posibles.

En este estudio los análisis previos se van a llevar a cabo con el programa PAUP versión 4.01b10 (Swofford, 2001), en un ordenador Macintosh. Se va a tratar de utilizar algoritmos exactos cuando el número de taxones lo permita y, en caso contrario, los algoritmos heurísticos. En la Tabla 4.6.8 se presentan los análisis que se van a efectuar y las opciones elegidas dentro de cada algoritmo, seleccionadas por haberse demostrado su mayor efectividad (Swofford y Begle, 1993).

Tabla 4.6.8: Análisis filogenéticos y fenéticos realizados sobre cada una de las matrices del estudio, seleccionados según el número de taxones y por su mayor efectividad (ver texto). *Análisis de parsimonia tradicionales (algoritmos exactos o heurísticos) realizados con las opciones de PAUP, en contraposición a metodologías más modernas, como, por ejemplo, la simplicidad de RATCHET o la inferencia filogenética Bayesiana (MrBayes). ** Análisis fenéticos de distancias y similitudes. EUT = clase Eutardigrada.

ANÁLISIS	MATRICES		
	Familias	Géneros EUT	Especies Ibéricas EUT
ANÁLISIS FILOGENÉTICOS			
<i>Branch and Bound*</i>	✓		
<i>Stepwise addition-random*</i>		✓	✓
<i>Branch swapping-TBR*</i>		✓	✓
<i>Ratchet</i>	✓	✓	✓
<i>MrBayes</i>	✓	✓	✓
ANÁLISIS FENÉTICOS			
<i>Neighbour Joining (NJ)**</i>	✓	✓	✓
<i>UPGMA**</i>	✓	✓	✓
<i>Multidimensional Scaling (MDS)**</i>	✓	✓	✓

El problema con los métodos heurísticos es que pueden caer en mínimos locales en vez de encontrar mínimos globales (Swofford y Begle, 1993). Para solucionar este problema se ha desarrollado un algoritmo heurístico de parsimonia, denominado simplicidad de Ratchet (Nixon, 1999), que se puede realizar con el programa WINCLADA (Nixon, 2002). El análisis Ratchet consiste en (Giribet y Wheeler, 1999): (1) generar un árbol de inicio, (2) pesar al azar un subconjunto de caracteres, (3) buscar los árboles más parsimoniosos y mantener sólo uno, (4) devolver a los caracteres sus pesos originales y cambiar el árbol encontrado en el paso 3, y (5) volver al paso 2 y repetir los siguientes. Al generar varios árboles de inicio, soluciona el problema de los mínimos locales evitando caer en una sola “isla” y aumenta las posibilidades de encontrar un óptimo global. El análisis se ha aplicado a todas las matrices del presente estudio (Tabla 4.6.8), realizando tantas iteraciones como sean necesarias hasta que la topología del árbol consenso *majority rule* se estabilice. Este tipo de análisis, además, se puede usar con matrices muy grandes (Nixon, 1999).

La inferencia Bayesiana se puede aplicar como análisis filogenético gracias al algoritmo desarrollado por Huelsenbeck y Ronquist, en el programa MrBayes (Huelsenbeck y Ronquist, 2001). Como ya se ha comentado anteriormente, este método se basa en la probabilidad *a posteriori*, que es la probabilidad de que un árbol sea el

correcto según una información previa, resultados anteriores o estimas realizadas mediante *maximum likelihood* (máxima parsimonia, ML), y se representa con la fórmula de Bayes (Huelsenbeck *et al.*, 2001):

$$f(\tau_i | X) = \frac{f(X | \tau_i) f(\tau_i)}{\sum \tau f(X | \tau_i) f(\tau_i)}$$

donde $f(\tau_i | X)$ es la probabilidad *a posteriori* de la filogenia “iésima”, que se interpreta como la probabilidad de que τ_i sea el árbol correcto dados unos datos, $f(X | \tau_i)$ es la probabilidad del árbol i , y $f(\tau_i)$ es la probabilidad *a priori* del árbol i . El primer paso del método consiste en determinar el modelo filogenético que va a regir la evolución de los caracteres (Huelsenbeck y Ronquist, 2001). Inicialmente, la inferencia filogenética Bayesiana se desarrolló para matrices de datos moleculares, para los que se utilizan los mismos modelos que para ML. Más recientemente (Lewis, 2001) se ha desarrollado un modelo para datos morfológicos, el modelo de Markov para k estados ó Mk. Este modelo asume unos supuestos acerca de la evolución de los caracteres (Lewis, 2001): (1) *a priori* no considera ninguna ordenación ni polarización de los estados de los caracteres, (2) en cada rama de la filogenia se permiten cambios de estado en cualquier momento, siendo cada uno de los cambios independiente de los otros, (3) la probabilidad de cambio es simétrica para cualesquiera dos estados de un carácter, es decir, la probabilidad de cambio instantáneo del estado i al j es la misma probabilidad de cambio instantáneo del estado j al i , y (4) la longitud de las ramas se define como el número de cambios esperados por carácter a lo largo de esa rama, que se representa como:

$$(k - 1) \lambda t$$

donde k es el número de estados posibles, λ es la tasa instantánea de un cambio entre estados de un carácter y t es la cantidad de tiempo representada en la rama.

Una de las críticas que se le ha hecho al modelo Mk es que supone que la probabilidad de observar cambios a lo largo de una rama aumenta con la cantidad de tiempo asociado a esa rama, lo que podría interpretarse explícitamente gradualista, aunque en realidad el modelo supone una cantidad de cambio medio, sin especificar si se produce de una sola vez (como un suceso de especiación), o si es gradual a lo largo del período representado por la rama (Lewis, 2001). Otra de las críticas que recibe el modelo Mk es que permite cambio libre en las dos direcciones de dos estados de carácter dados, lo que

podría parecer irreal para muchos biólogos respecto a caracteres morfológicos. A este respecto el modelo permite ese cambio libre, pero se puede modificar para que el cambio se pueda producir sólo una vez o no se produzca (Lewis, 2001).

Finalmente, la inferencia Bayesiana analiza tanto caracteres variables (los considerados informativos en parsimonia), como las autapomorfias (que proporcionan información acerca de la cantidad de cambios que se han producido a lo largo de las ramas terminales) y los caracteres constantes (Lewis, 2001). Ésta es una de las razones por las que ML se resiste a los problemas de atracción de ramas (en la que dos ramas largas que no son adyacentes en el árbol verdadero aparecen como más cercanas la una de la otra en parsimonia; Holder y Lewis, 2003), y es que acepta una explicación de la similitud basada en convergencias y paralelismos, a diferencia de la parsimonia, que sólo permite explicaciones genealógicas de similitud entre taxones terminales (Lewis, 2001).

El segundo paso de la inferencia filogenética Bayesiana consiste en comprobar el ajuste de la evolución de los caracteres según el modelo de evolución seleccionado, calculando la probabilidad *a posteriori*. Esta probabilidad, aunque fácil de formular, requiere un sumatorio de todos los árboles y para cada árbol, la integración de todas las combinaciones posibles de longitud de las ramas y de los valores del modelo seleccionado (Huelsenbeck *et al.*, 2001). Esto es imposible de calcular analíticamente y, por ello, se utiliza la *Markov Chain Monte Carlo* (MCMC) (Huelsenbeck y Ronquist, 2001). El método MCMC muestra filogenias según su probabilidad *a posteriori* utilizando un algoritmo muy efectivo, el de *Metropolis-Hasting* (MH) (Huelsenbeck y Ronquist, 2001). Este algoritmo construye una cadena de Markov (*Markov Chain*), donde cada estado nuevo, propuesto al azar, es aceptado o no según la probabilidad de ese estado sea menor o mayor que una cierta variable R, que depende de (Huelsenbeck y Ronquist, 2001): (1) la probabilidad del estado actual de la cadena, (2) la probabilidad del nuevo estado que se evalúa, (3) la probabilidad del nuevo estado dada la del viejo estado y (4) la probabilidad de realizar el movimiento inverso. Este proceso se repite miles o millones de veces para cada nuevo estado de la cadena y da como resultado una secuencia de estados aceptados que forman la cadena de Markov. Esta cadena forma una muestra válida, aunque dependiente de su distribución, de la probabilidad *a posteriori* (Tierney, 1994). Finalmente, se utiliza un árbol consenso de todos los árboles seleccionados, con la probabilidad *a posteriori* de los clados de los árboles filogenéticos (Huelsenbeck *et al.*, 2001). En este trabajo el programa MrBayes se realiza con 5.000.000 de réplicas o generaciones en cada uno de los análisis, seleccionando 1 de cada 100 árboles propuestos.

4.6.5.- Medidas de la homoplasia de los caracteres

Los análisis filogenéticos realizados mediante la metodología cladística ofrecen varias medidas de la homoplasia del o los cladogramas igualmente parsimoniosos obtenidos. Por un lado, está la longitud del árbol, que nos indica el número de pasos o cambios requeridos para llegar a la topología propuesta. Por otro lado, está el índice de consistencia (IC), que indica la solidez de cada carácter, teniendo en cuenta la cantidad de pasos mínimos para ese carácter y la cantidad de pasos totales que tiene el cladograma (Goloboff, 1998). Este índice es sensible a la proporción de caracteres ordenados y a los *missing data*. La interpretación del IC es la siguiente (Swofford y Begle, 1993):

- IC=1, ajuste perfecto entre caracteres y cladogramas.
- IC=0, ajuste malo entre caracteres y cladogramas.

Finalmente, se puede utilizar el índice de retención (IR) que expresa el número de caracteres en el cladograma explicados como sinapomorfias. No es sensible ni a caracteres constantes, ni a autapomorfias. La interpretación de este índice es (Swofford y Begle, 1993):

- IR=1, ausencia de homoplasia; valores altos de IR indican que los cambios se acumulan en las ramas internas.
- IR=0, aumenta la homoplasia; valores bajos de IR indican que los cambios se acumulan en las ramas terminales.

4.6.6.- Fiabilidad de los árboles

Otro tipo de medidas que se pueden realizar sobre los árboles obtenidos con los análisis cladísticos nos permiten determinar la fiabilidad de los árboles. Una de estas medidas es el análisis *Bootstrap* que establece el apoyo que dan los datos a los distintos clados del árbol. El método de *Bootstrap* toma la matriz de datos como un universo. A continuación, se remuestran, con reposición de caracteres, al azar y se construye una matriz nueva del mismo tamaño que la original. Esta nueva matriz se analiza con alguno de los métodos de parsimonia, y se guardan los cladogramas óptimos obtenidos. Esto se repite *n* veces (normalmente *n* es 100, ó múltiplo de 100, y así los resultados se expresan en porcentaje). Finalmente, se comparan todos los cladogramas obtenidos, se calcula el porcentaje de aparición de cada clado y se representan los clados y el porcentaje de representación de cada uno de ellos mediante un consenso (normalmente *majority rule*). Se suele considerar que un clado está apoyado por los datos con un porcentaje igual o superior al 70% (Holder y Lewis, 2003), aunque Felsenstein (1985) considera que este

valor debería ser 95%. El *Bootstrap* se puede utilizar con casi todos los análisis (Holder y Lewis, 2003), estando limitado por el tiempo computacional. Se efectúan análisis de *bootstrap* con los programas PAUP y WINCLADA, realizando 100 réplicas para cada análisis con PAUP y 1.000 con WINCLADA.

Otra medida que nos permite determinar el apoyo de los datos a un clado (grupo monofilético obtenido en un cladograma) es el índice o apoyo de Bremer. Se trata de determinar el apoyo a un clado (o rama) cuantificando el número de pasos extra necesarios para perder una rama en el árbol (Bremer, 1994).

4.6.7.- Árboles consenso

Los árboles consenso son una representación gráfica de los puntos de acuerdo entre los distintos árboles fundamentales (que se definen como la representación de la información contenida en datos). En este trabajo se va a trabajar con dos de los tipos de árboles consenso, el consenso estricto, que sólo representa los clados que están presentes en todos los árboles óptimos y el *majority rule*, que representa todos los componentes que están presentes, al menos, en la mitad más uno de los cladogramas óptimos.

4.7.- APROXIMACIÓN A LAS RELACIONES FENÉTICAS EN TARDIGRADA

El análisis fenético tiene como objetivo clasificar por similitud total, morfológica y/o de otro tipo, sin diferenciar entre estados derivados y primitivos (Sanchíz y García Valdecasas, 1980), es decir, según el criterio de máxima semejanza (Bello, 1996). Con este estudio se pretende comprobar si la clasificación actualmente aceptada de Tardigrada se ha construido mediante este criterio.

4.7.1.- Caracteres

Los caracteres y estados de caracteres utilizados en el análisis fenético son los mismos que los del análisis filogenético. Esto permite asegurar que si hay resultados distintos según los análisis, fenético o filogenético, y uno de ellos coincide con la clasificación tradicional del *phylum*, las diferencias se deben al empleo de distintos criterios (y lo que ello implica en cada caso) y no al uso de distintas matrices de datos. En el análisis fenético los caracteres han de cumplir los siguientes requisitos (Sneath y Sokal, 1973): no estar correlacionados unos con otros, ser variables dentro del grupo a estudio y ser infor-

mativos. El estudio de redundancia, independencia y nivel informativo de los caracteres realizado en el análisis filogenético comprende, en este trabajo, los tres requisitos del análisis fenético.

4.7.2.- Índices utilizados

Los análisis fenéticos se desarrollan a partir de matrices de similitud, diferencia o correlación, dependiendo del tipo de análisis que se emplee. En este estudio se ha seleccionado el coeficiente de similitud de Gower, que mide el grado de similitud y sirve para combinaciones de caracteres binarios, multiestado, cualitativos y cuantitativos (Dunn y Everitt, 1982; Legendre y Legendre, 1998). Este coeficiente se define como:

donde S_{ijk} es la contribución de la variable k y W_{ijk} es una variable cuyo valor es 0 ó 1,

$$S_{ij} = \frac{\sum_k W_{ijk} S_{ijk}}{\sum_k W_{ijk}}$$

según si la comparación es válida o no para la variable k . Se puede calcular con el programa de ordenador CLUSTANGraphics versión 5.25 (Clustan, 2002). Además se ha utilizado un índice de distancia, la diferencia media de los caracteres (*mean character difference*) que es el desarrollado en PAUP versión 4.01b10 (Swofford, 2002) para los análisis de distancia elaborados con dicho programa.

4.7.3.- Análisis fenéticos

En este estudio se ha tratado de determinar el criterio utilizado para construir la clasificación actual de Tardigrada y al estudiar las relaciones de similitud entre los taxones analizados. Para comprobar si la clasificación se basa en similitud global morfológica se han llevado a cabo varios análisis, no con el fin de realizar un estudio fenético exhaustivo, sino utilizando aquellos análisis más ampliamente empleados. Las tres matrices de datos (Familias de Tardigrada, Géneros de Eutardigrada y Especies ibéricas de Eutardigrada) se han sometido a tres análisis fenéticos (Tabla 4.6.8):

- (1) un análisis de distancias, *Neighbour Joining* (NJ), ejecutado con el programa PAUP versión 4.0b10,

- (2) un agrupamiento jerárquico aglomerativo, el *unweighted arithmetic average clustering* (UPGMA),
 - (2.a) uno ejecutado con el programa de ordenador NTSYSpC versión 2.1 (Rohlf, 1992), con la matriz de similitud obtenida con el índice Gower, y
 - (2.b) otro ejecutado con el programa de ordenador PAUP versión 4.0b10, con la matriz de distancias obtenida con el índice de la diferencia media de los caracteres, y
- (3) un método de ordenación, *multidimensional scaling* (técnicas de las escalas multidimensionales; MDS), ejecutado con el programa de ordenador STATISTICA versión 6.0 (Statsoft, 2001).

El método *Neighbour Joining* (NJ) es un método estadístico que realiza una estimación rápida de relaciones (Holder y Lewis, 2003). Trabaja sobre una matriz de similitud o diferencia, cuya tasa de cambio no es constante en todas las ramas, a diferencia del análisis UPGMA. En este estudio se ha utilizado una matriz de distancias (diferencias) como punto de partida, lo que hace que se pueda perder información (Holder y Lewis, 2003), generada con el índice *mean character difference*. Este método utiliza el algoritmo ideado por Saitou y Nei (1987), que a partir de la matriz construida con el índice *mean character difference*, une aquellos taxones más cercanos (es decir, con valor del *mean character difference* más bajo) que se definen como “vecinos” (*neighbours*). A continuación calcula la distancia entre el nodo que une los dos taxones vecinos y el resto de los nodos, y actúa de esta manera hasta agrupar todos los taxones. Paralelamente se van calculando las distancias de las ramas. Para determinar el grado de apoyo de los distintos grupos se realiza un análisis *bootstrap*-NJ (con 100 repeticiones).

El análisis UPGMA es un método jerárquico de agrupamiento anidado, ya que asigna los objetos (taxones en este caso) a grupos (Sneath y Sokal, 1973; Dunn y Everitt, 1982) e incluye los grupos “inferiores” del análisis en los grupos “superiores”, presentando un resumen de las jerarquías anidadas, y no una representación de las relaciones como ocurre con los métodos no jerárquicos (Legendre y Legendre, 1998). El método UPGMA primero recopila todos los datos iniciales y luego estima la similitud total sobre los caracteres, mediante la media aritmética de las similitudes o distancias entre el objeto candidato a entrar en un *cluster* (grupo) y cada uno de los miembros de ese grupo (De Queiroz y Good, 1997; Legendre y Legendre, 1998). Durante este cálculo todos los taxones

nes reciben el mismo peso (Legendre y Legendre, 1998). A medida que se realiza cada incorporación, se reduce su tamaño, lo que se traduce en la pérdida de información (Legendre y Legendre, 1998). Para comprobar el grado de ajuste del análisis de agrupamiento de los datos, el programa NTSYSpc calcula el producto-momento de correlación, R , cuyo valor está estandarizado. La interpretación de este índice se puede realizar tal y como Rolhf (1992) propuso en el manual del programa NTSYSpc:

$0,9 \leq R$	→	Ajuste muy bueno
$0,8 \leq R < 0,9$	→	Ajuste bueno
$0,7 \leq R < 0,8$	→	Ajuste pobre
$R < 0,7$	→	Ajuste muy pobre

El análisis UPGMA ejecutado con PAUP no calcula el producto-momento, R , por ello, se ha realizado un análisis *bootstrap* (Felsenstein, 1985) con el programa PAUP, que determina el grado de apoyo de los grupos formados con el análisis UPGMA. Las principales críticas a este método se centran en la obligación a una jerarquía anidada estricta de los taxones, cuando las relaciones de similitud rara vez la exhiben (De Queiroz y Good, 1997). Esta imposición puede provocar la creación artificial de grupos a pesar de que no se encuentren inherentes en los datos (De Queiroz y Good, 1997). Sin embargo, se ha aplicado el agrupamiento UPGMA, ya que, por un lado, permite determinar si la clasificación de Tardigrada se ha establecido según el criterio de jerarquía anidada y, por otro lado, se trata de uno de los métodos más populares en fenética, lo que permitirá futuras comparaciones con otros análisis (Sokal, 1986).

Existen otra serie de métodos que analizan los patrones de similitud, sin constreñir el análisis a una jerarquía anidada. Entre ellos están los métodos de ordenación, que agrupan en un espacio multidimensional de caracteres sin obligar a una jerarquización de los taxones (De Queiroz y Good, 1997). El análisis *multidimensional scaling* (técnicas de escalas multidimensionales, MDS) es uno de estos métodos de ordenación que permite trabajar con matrices de similitud, no impone ningún tipo de distribución ni de relación entre los datos y ofrece unas soluciones fácilmente interpretables. El método MDS actúa moviendo los objetos (taxones) en el espacio definido por el número de dimensiones requerido y comprueba cómo se reproducen las distancias entre los taxones en la nueva configuración. En términos técnicos, el programa utiliza un algoritmo con una función de minimización, que evalúa las distintas configuraciones espaciales, con el objetivo de maximizar el grado de ajuste (o minimizar el desajuste). El grado de ajuste de las distancias entre taxones y su representación en la nueva configuración espacial se puede medir con el *Stress*. Este índice, denominado Phi, se define como:

$$\Phi = \sum [d_{ij} - f(\delta_{ij})]^2$$

donde d_{ij} son las distancias reproducidas en la nueva configuración, según el número de dimensiones que se solicita y δ_{ij} son las distancias observadas. La expresión $f(\delta_{ij})$ indica una transformación no métrica de los datos observados. Cuanto menor sea el valor de *Stress*, mejor se ajustarán los datos a la nueva configuración.

Un problema a la hora de estudiar la ordenación de los datos con MDS es determinar cuántas dimensiones debemos estudiar (el programa STATISTICA; Statsoft, 2001) permite hasta 9 dimensiones, con la dificultad que ello implica a la hora de interpretar los resultados). Existe una representación, denominada *Scree test*, que permite determinar el mínimo de dimensiones necesarias para explicar satisfactoriamente los datos. La gráfica *Scree test* consiste en representar el número de dimensiones en el eje X y el valor de *Stress* correspondiente a cada una de las dimensiones en el eje Y. Para determinar el número de dimensiones óptimo se trata de encontrar:

- el punto en el que la pendiente de la curva de dicha gráfica se suaviza, y
- la dimensión en la que se cree un equilibrio entre el número de dimensiones (a partir de tres dimensiones la interpretación de la configuración espacial presenta dificultades) y el porcentaje de varianza explicada en esa dimensión, dado por la inversa del valor de *Stress*.

4.8.- ANÁLISIS PRELIMINAR DE LA DISTRIBUCIÓN DE LA BIODIVERSIDAD EN LA SIERRA DE GUADARRAMA

El estudio de la biodiversidad es un objetivo que ha cobrado gran importancia en las últimas décadas, junto a los estudios de conservación, en un intento de cuantificar la diversidad biológica, es decir, la variación entre los organismos vivos, a distintas escalas biológicas: la constitución genética de los individuos y las poblaciones (*diversidad genética*), el conjunto de especies de grupos funcionales y comunidades completas (*diversidad específica*) y el conjunto de comunidades de un paisaje o región (*diversidad ecológica*) (UNEP, 1992; Moreno, 2001). En este estudio sólo se va a hacer referencia a este último componente.

La diversidad específica se ha separado en tres componentes, diversidades alfa, beta y gamma, para abordar su estudio y sus cambios respecto al entorno (Whittaker,

1972). La diversidad alfa es la riqueza de especies de una comunidad local; la diversidad beta es el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades de un paisaje y, finalmente, la diversidad gamma es la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un paisaje, resultado de las diversidades alfa y beta (Whittaker, 1972; Moreno 2001). Cada tipo de diversidad, alfa, beta o gamma, se puede examinar con distintos índices que nos aproximan a su valor desde distintos criterios y perspectivas (para una revisión de los índices consultar Whittaker *et al.*, 2001; Legendre y Legendre, 1998 y Moreno, 2001). En primer lugar, hay que tener en cuenta cuan difícil o sencillo es calcular dicho índice y, por tanto, el grado de dificultad que tendrá su interpretación (Tokeshi, 1993). En segundo lugar, hay que determinar el nivel de diversidad que se quiere analizar, dentro de las comunidades (diversidad alfa), entre comunidades (diversidad beta) o para un conjunto de comunidades (diversidad gamma) (Sepkoski, 1988). En tercer lugar, considerar la aplicabilidad de ese índice a conjuntos de datos más o menos grandes (Tokeshi, 1993). En cuarto lugar, hay que tener en cuenta el grupo biológico con el que se está trabajando, la disponibilidad de datos que se tiene (Cousins, 1991; Moreno, 2001) y si es un índice usado de forma general en trabajos presentes y pasados en el grupo taxonómico concreto que se estudie (Tokeshi, 1993).

En esta sección se pretende realizar una primera aproximación a algunos de los posibles estudios de biodiversidad que se pueden efectuar, a partir de una recopilación de información taxonómica y autoecológica como la realizada en este trabajo con los tardígrados de la Sierra de Guadarrama.

4.8.1.- Balance general de los resultados

En este apartado se va a presentar una visión general de los resultados obtenidos, mediante una descripción tanto de los valores encontrados para las variables ambientales estudiadas como para las variables bióticas relacionadas con los tardígrados. Estas últimas se van a estudiar desde tres perspectivas: (1) la taxonómica, comparando el número de las distintas categorías (clases, órdenes, familias, géneros y especies) obtenidas en este estudio con los valores totales (mundiales), los resultados en la Península Ibérica y los datos en la Comunidad de Madrid, respectivamente, obtenidos a partir de la bibliografía, (2) la ocupación territorial de los tardígrados en la Sierra de Guadarrama, por época del año y por hábitat y sustrato estudiado y (3) por especie, describiendo los

valores de las variables ambientales para cada especie encontrada en las localidades en las que aparece cada una, así como su abundancia.

4.8.2.- Análisis de la biodiversidad

En esta sección se va a estudiar la diversidad de los tardígrados en la Sierra a través de algunos índices de diversidad alfa. De entre los diferentes índices se han seleccionado cuatro de ellos principalmente debido a su amplia utilización, la facilidad en su interpretación y porque reflejan diferentes aspectos de la diversidad.

Una de las medidas más frecuentemente utilizadas es el número de especies (S), que mide la riqueza de especies, ya que es fácil de calcular y de interpretar (Mayr, 1992), refleja distintos aspectos de la biodiversidad, existen muchos datos taxonómicos disponibles incluso para grupos poco estudiados (Gaston, 1996; Moreno, 2001) y quizá sea el índice menos ambiguo (Peet, 1974). En este sentido se entendería que la diversidad alfa es resultado de un proceso evolutivo que se manifiesta a través de la existencia de diferentes especies dentro de un hábitat concreto (Moreno, 2001).

El índice de Margalef (D_{Mg}) también mide la diversidad de especies, pero supone que existe una relación funcional entre el número de especies y el número total de individuos ($S = (N)^{1/k}$, donde k es una constante; Magurran, 1988) y, por ello, transforma el número de especies (S) a una proporción que depende del número total de individuos (N). La ecuación que define este índice es:

$$D_{Mg} = (S - 1)/\log N$$

El índice de Shannon-Wiener (H') forma parte de los índices que estudian la estructura de la comunidad a través de la abundancia proporcional de las especies y que tienen en cuenta la equidad o uniformidad de la comunidad (Moreno, 2001). Este índice mide el grado promedio de incertidumbre al tratar de predecir a qué especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una colección (Peet, 1974; Magurran, 1988). Adquiere valores entre 0, cuando hay una sola especie, y el logaritmo de S, cuando todas las especies están representadas (Magurran, 1988). Su ecuación es:

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$
$$p_i = n_i/N$$

donde p_i es la abundancia proporcional de la especie i, n_i el número de individuos de la especie i y N es el número total de individuos. Las principales críticas a este índice son que es insensible a las especies raras, que pueden jugar un papel esencial en los ecosistemas y que la importancia de una especie no tiene por qué reflejarse necesariamente en

su abundancia (Hurlbert, 1971), aunque una crítica más profunda es que trata a todas las especies como iguales, cuando la base en la identificación de las especies es que unas y otras son diferentes (Cousins, 1991). A pesar de ello, se utiliza en este trabajo por lo extendido de su uso, lo que hace fácil su comparación con otros trabajos.

El índice de Simpson (λ) también estudia la estructura de la comunidad mediante la abundancia proporcional de las especies, pero se basa en la dominancia de las mismas (Peet, 1974; Magurran, 1988). Este índice es la inversa de la equidad (Lande, 1996) e indica la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra sean de la misma especie (Moreno, 2001). La ecuación para calcular este índice es:

$$\lambda = \sum p_i^2$$

$$p_i = n_i/N$$

donde p_i es la abundancia proporcional de la especie i , n_i el número de individuos de la especie i y N es el número total de individuos.

Por otra parte, el primer análisis que se ha llevado a cabo en este trabajo tiene como objetivo determinar la eficacia de los muestreos realizados mediante curvas de acumulación. Éstas permiten determinar si el número de especies encontradas en la zona de estudio con los muestreos realizados es representativo de la diversidad de tardígrados existente. Las curvas de acumulación se han hecho con el programa EstimateS (Colwell, 2000), que realiza una curva de colecta aleatorizando el orden de entrada de las unidades de esfuerzo de muestreo (en este caso cada una de las muestras recogidas en el campo). Se aleatoriza cien veces el orden de entrada de las muestras para eliminar el efecto que pueda tener el orden en el que se recogieron las mismas sobre la forma de la curva. Después, las curvas se ajustan mediante una estimación no lineal a una función que describe la tasa de incremento de nuevas especies en cada muestra. Aunque se pueden utilizar otras funciones para este ajuste (ver Soberón y Llorente, 1993 y Colwell y Coddington, 1995), se eligió la ecuación de Clench, recomendada por Hortal *et al.* (2004), para modelizar la relación entre el número de especies encontradas y el esfuerzo de muestreo y cuya expresión es:

$$S_n = a*[n/(1+b*n)]$$

donde S_n es el número de especies recolectadas a un nivel de esfuerzo n , a es la tasa de incorporación de nuevas especies y b es un parámetro relacionado con la forma de la curva. El método de ajuste de la curva que se utiliza es el *Simplex and Quasi-Newton* (StatSoft, 2001). El cociente a/b es la asíntota teórica de la curva de acumulación e indica el número máximo teórico de especies que se pueden conseguir aumentando indefi-

nidamente el esfuerzo de muestreo. La pendiente de la curva en un punto determinado indica el porcentaje de diversidad que se ha recogido hasta ese momento (Hortal *et al.*, 2004). Dicha pendiente viene dada por la tangente de la curva en un punto, que es la primera derivada de la ecuación anterior, es decir: $r_n = a/b[1+(b+n)^2]$. La pendiente de la curva en el último punto es la tasa actual de incorporación de nuevas especies al inventario.

Todos los análisis estadísticos efectuados en este apartado se llevaron a cabo con el paquete estadístico STATISTICA (StatSoft, 2001). La normalidad de los datos se ha estudiado con el test de *Kolmogorov-Smirnov*. Comprobada la ausencia de normalidad en los datos obtenidos, se utilizó la estadística no paramétrica para analizarlos.

Por un lado, se ha realizado el análisis de los cuatro índices según las variables abióticas discretas estudiadas (época del año, hábitat y sustrato, clases de altitud, orientación de las muestras, tipo de vegetación y especies de musgos, líquenes y árboles o arbustos, de donde proviene la hojarasca analizada) con los análisis monovariantes *U-Mann-Whitney*, una alternativa no paramétrica para el test de *t* para muestras independientes, y *Kruskal-Wallis* ANOVA, una alternativa para los análisis de ANOVA. Estos dos tipos de análisis, *U-Mann-Whitney* y *Kruskal-Wallis*, estudian las diferencias entre dos grupos o más de dos grupos, respectivamente. En los casos en que se ha necesitado un análisis equivalente al test de la *t* para muestras dependientes, se ha utilizado el análisis de *Wilcoxon*.

Por otro lado, se ha llevado a cabo el análisis de los cuatro índices de diversidad (número de especies, índice de Margalef, índice de Shannon-Wiener e índice de Simpson) con las variables abióticas continuas, mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP) y un Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC). Este análisis se ha realizado con dos grupos de aquéllas: (1) por una parte, con las variables ambientales medidas puntualmente en cada muestra, a saber, temperatura, luminosidad, velocidad del viento, distancia desde el suelo hasta la muestra, peso seco de la muestra recogida y altitud, y (2) por otra parte, con variables ambientales anuales (procedentes de Hortal, 2004) medidas por cuadrícula de 10 km de lado (y obtenidas a partir de los valores de las cuadrículas de 1 km²) (Tabla 4.8.1):

- 1) la altitud media (m),
- 2) la pendiente media (en grados),
- 3) la precipitación media anual (mm), como la suma de las medias anuales,


- 4) la precipitación estival (mm), como la suma de las precipitaciones medias durante los meses de verano, junio, julio y agosto,
- 5) la temperatura media anual ($^{\circ}\text{C}$), como la media de las 12 medias anuales,
- 6) la temperatura media mínima ($^{\circ}\text{C}$), como la más pequeña de las medias anuales,
- 7) la temperatura máxima anual ($^{\circ}\text{C}$), como la mayor de las máximas anuales, y
- 8) tres variables de insolación: radiación solar 1, $R_{\text{sol 1}}$ (de 3,7 a 4 $\text{kwh/m}^2/\text{día}$), radiación solar 2, $R_{\text{sol 2}}$ (de 4 a 4,3 $\text{kwh/m}^2/\text{día}$) y radiación solar 3, $R_{\text{sol 3}}$ (de 4,3 a 4,6 $\text{kwh/m}^2/\text{día}$).

El ACP permite resumir en pocos factores el efecto de las variables ambientales estudiadas, es decir, las variables correlacionadas se combinan en un factor, de forma que los factores son independientes y no correlacionados entre sí. La extracción de estos componentes principales se realiza mediante la *rotación para maximizar la varianza del factor*, una vez encontrado el eje en el que varianza es máxima (primer factor), se definen otros ejes (otros factores) que maximizan la varianza que queda, y que no incluyen la del primer factor. Por ello los factores son independientes u ortogonales entre sí. Dichos factores, obtenidos con el ACP, son los que se han analizado mediante el ACC para determinar la influencia de las variables ambientales estudiadas sobre los tardígrados, como ya hicieron, por ejemplo, Read *et al.* (1998), para analizar la influencia de metales pesados sobre diferentes comunidades de invertebrados edáficos, y Sánchez Moreno (2004), para determinar el efecto de los vertidos de la mina de Aznalcóllar (Parque Natural de Doñana, Andalucía) sobre la comunidad nematológica.

Finalmente, se realizará un análisis ACC que se desarrolló para detectar el tipo de relaciones que existen entre dos conjuntos de variables y, especialmente, para detectar la influencia de las variables ambientales sobre la presencia y abundancia de especies (Ter Braak, 1987). Este tipo de análisis es especialmente útil para el estudio de bloques de datos con un gran número de ausencias, como suele ocurrir en el estudio de comunidades biológicas (Read *et al.*, 1998). El ACC combina los conceptos de regresión y ordenación, y selecciona las combinaciones lineales de las variables ambientales que maximizan la dispersión de los datos sobre las especies, es decir, elige la mejor contribución de cada variable sobre el primer eje canónico resultante. Los siguientes ejes se extraen mediante el mismo proceso, pero con una limitación, no estar correlacionados con el primero (Jongman *et al.*, 1995). El ACC puede ser útil para detectar la influencia de las

Tabla 4.8.1: Valores de las variables ambientales anuales por punto de muestreo. Altmed = altitud media (m), Pendmed = pendiente media (grados), Tmed = temperatura media (°C), Tmax = temperatura máxima (°C), Tmin = temperatura mínima (°C), Prmed = precipitaciones medias (mm), Prest = precipitaciones estivales (mm), de los meses de Junio, Julio y Agosto, Rsol = radiación solar (kwh/m2/día).

Punto	Altmed	Pendmed	Tmed	Tmax	Tmin	Prmed	Prest	Rsol1	Rsol2	Rsol3
1.1	1286.9	6.0	10.0	32.8	-8.6	871.7	93.3	57.5	42.5	0.0
1.2	1286.9	6.0	10.0	32.8	-8.6	871.7	93.3	57.5	42.5	0.0
1.3	1286.9	6.0	10.0	32.8	-8.6	871.7	93.3	57.5	42.5	0.0
2.1	1491.1	8.0	8.0	29.8	-10.3	1122.7	113.7	10.0	80.0	10.0
2.2	1491.1	8.0	8.0	29.8	-10.3	1122.7	113.7	10.0	80.0	10.0
2.3	1491.1	8.0	8.0	29.8	-10.3	1122.7	113.7	10.0	80.0	10.0
3.1	1090.5	4.4	12.4	35.8	-6.8	816.8	91.2	64.0	36.0	0.0
3.2	1090.5	4.4	12.4	35.8	-6.8	816.8	91.2	64.0	36.0	0.0
3.3	1090.5	4.4	12.4	35.8	-6.8	816.8	91.2	64.0	36.0	0.0
4.1	1669.1	9.1	6.7	27.5	-11.0	1344.0	125.6	22.5	60.6	16.9
4.2	1669.1	9.1	6.7	27.5	-11.0	1344.0	125.6	22.5	60.6	16.9
4.3	1669.1	9.1	6.7	27.5	-11.0	1344.0	125.6	22.5	60.6	16.9
5.1	1420.5	7.1	9.6	31.1	-10.9	920.5	97.9	81.0	19.0	0.0
5.2	1420.5	7.1	9.6	31.1	-10.9	920.5	97.9	81.0	19.0	0.0
5.3	1420.5	7.1	9.6	31.1	-10.9	920.5	97.9	81.0	19.0	0.0
6.1	996.5	4.2	12.5	35.6	-6.2	779.9	87.7	96.0	4.0	0.0
6.2	996.5	4.2	12.5	35.6	-6.2	779.9	87.7	96.0	4.0	0.0
6.3	996.5	4.2	12.5	35.6	-6.2	779.9	87.7	96.0	4.0	0.0
7.1	1612.5	10.4	8.9	30.4	-9.7	1089.3	109.1	43.0	44.0	13.0
7.2	1420.5	7.1	9.6	31.1	-10.9	920.5	97.9	81.0	19.0	0.0
7.3	996.5	4.2	12.5	35.6	-6.2	779.9	87.7	96.0	4.0	0.0
8.1	1420.5	7.1	9.6	31.1	-10.9	920.5	97.9	81.0	19.0	0.0
8.2	1420.5	7.1	9.6	31.1	-10.9	920.5	97.9	81.0	19.0	0.0
8.3	1420.5	7.1	9.6	31.1	-10.9	920.5	97.9	81.0	19.0	0.0
9.1	1751.2	8.4	9.8	31.6	-10.7	876.8	97.5	13.0	66.7	20.4
9.2	1751.2	8.4	9.8	31.6	-10.7	876.8	97.5	13.0	66.7	20.4
9.3	1751.2	8.4	9.8	31.6	-10.7	876.8	97.5	13.0	66.7	20.4
10.1	910.2	2.1	12.8	35.0	-5.3	732.7	83.3	94.0	6.0	0.0
10.2	910.2	2.1	12.8	35.0	-5.3	732.7	83.3	94.0	6.0	0.0
10.3	910.2	2.1	12.8	35.0	-5.3	732.7	83.3	94.0	6.0	0.0
11.1	1146.2	6.1	12.1	33.8	-6.4	740.3	88.8	66.0	31.0	3.0
11.2	1146.2	6.1	12.1	33.8	-6.4	740.3	88.8	66.0	31.0	3.0
11.3	1146.2	6.1	12.1	33.8	-6.4	740.3	88.8	66.0	31.0	3.0
12.1	1415.7	7.0	10.8	32.3	-9.0	830.0	92.1	61.0	37.0	2.0
12.2	1415.7	7.0	10.8	32.3	-9.0	830.0	92.1	61.0	37.0	2.0
12.3	1415.7	7.0	10.8	32.3	-9.0	830.0	92.1	61.0	37.0	2.0
13.1	1471.8	8.7	10.6	32.4	-9.1	815.9	95.3	53.7	45.3	1.1
13.2	1471.8	8.7	10.6	32.4	-9.1	815.9	95.3	53.7	45.3	1.1
13.3	1471.8	8.7	10.6	32.4	-9.1	815.9	95.3	53.7	45.3	1.1
15.1	826.3	2.8	13.0	35.5	-5.6	659.9	79.2	70.0	30.0	0.0
15.2	826.3	2.8	13.0	35.5	-5.6	659.9	79.2	70.0	30.0	0.0
15.3	826.3	2.8	13.0	35.5	-5.6	659.9	79.2	70.0	30.0	0.0
16.1	888.7	2.5	12.7	34.4	-5.8	673.8	85.3	100.0	0.0	0.0
16.2	888.7	2.5	12.7	34.4	-5.8	673.8	85.3	100.0	0.0	0.0
16.3	888.7	2.5	12.7	34.4	-5.8	673.8	85.3	100.0	0.0	0.0
17.1	1185.1	6.0	12.2	34.3	-6.6	694.5	88.6	66.0	31.0	3.0
17.2	1063.4	2.9	11.5	33.9	-7.2	712.1	95.8	80.0	20.0	0.0
17.3	1185.1	6.0	12.2	34.3	-6.6	694.5	88.6	66.0	31.0	3.0
18.1	1063.4	2.9	11.5	33.9	-7.2	712.1	95.8	80.0	20.0	0.0
18.2	1063.4	2.9	11.5	33.9	-7.2	712.1	95.8	80.0	20.0	0.0
18.3	1063.4	2.9	11.5	33.9	-7.2	712.1	95.8	80.0	20.0	0.0
19.1	1333.8	6.6	11.4	33.8	-7.2	718.6	97.4	32.3	67.7	0.0
19.2	1333.8	6.6	11.4	33.8	-7.2	718.6	97.4	32.3	67.7	0.0
19.3	1333.8	6.6	11.4	33.8	-7.2	718.6	97.4	32.3	67.7	0.0
20.1	1256.3	4.7	11.6	34.0	-7.3	714.1	95.0	26.9	73.1	0.0
20.2	1256.3	4.7	11.6	34.0	-7.3	714.1	95.0	26.9	73.1	0.0
20.3	1529.9	8.1	11.9	34.0	-7.1	705.8	92.4	45.1	54.9	0.0
21.1	1529.9	8.1	11.9	34.0	-7.1	705.8	92.4	45.1	54.9	0.0
21.2	1256.3	4.7	11.6	34.0	-7.3	714.1	95.0	26.9	73.1	0.0
21.3	1529.9	8.1	11.9	34.0	-7.1	705.8	92.4	45.1	54.9	0.0
22.1	1258.1	5.0	11.9	34.7	-7.1	683.5	90.7	64.0	36.0	0.0
22.2	1258.1	5.0	11.9	34.7	-7.1	683.5	90.7	64.0	36.0	0.0
22.3	1258.1	5.0	11.9	34.7	-7.1	683.5	90.7	64.0	36.0	0.0
23.1	1048.7	4.2	12.1	35.0	-7.2	662.4	87.6	93.0	7.0	0.0
23.2	1048.7	4.2	12.1	35.0	-7.2	662.4	87.6	93.0	7.0	0.0
23.3	1048.7	4.2	12.1	35.0	-7.2	662.4	87.6	93.0	7.0	0.0
24.1	910.7	3.3	12.6	35.6	-6.6	629.3	81.2	77.6	18.4	4.1
24.2	910.7	3.3	12.6	35.6	-6.6	629.3	81.2	77.6	18.4	4.1
24.3	910.7	3.3	12.6	35.6	-6.6	629.3	81.2	77.6	18.4	4.1
25.1	755.7	2.3	13.5	37.7	-6.0	522.4	66.0	39.8	60.2	0.0
25.2	755.7	2.3	13.5	37.7	-6.0	522.4	66.0	39.8	60.2	0.0
25.3	755.7	2.3	13.5	37.7	-6.0	522.4	66.0	39.8	60.2	0.0



variables ambientales sobre la presencia y abundancia de diferentes taxones (Sánchez Moreno, 2004). En este trabajo se utiliza para detectar si existe estructuración de los índices de diversidad de los tardígrados según las variables ambientales analizadas. La representación gráfica de los dos grupos de variables (en este trabajo, índices de diversidad, por un lado, y factores ambientales, por otro) en el mismo espacio multifactorial, representa la modelización del efecto de las variables independientes sobre las variables biológicas (Read *et al.*, 1998).

V. RESULTADOS

V. RESULTADOS

5.5.1.- SUPERFICIE DE LA UNIDAD DE MUESTREO

El tamaño ideal de muestreo, que ha sido utilizado en el trabajo de campo (9cm^2), se ha obtenido mediante una simulación por ordenador, a partir de datos preliminares experimentales.

Los datos originales, a partir de los cuales se ha llevado a cabo la simulación, provienen de la recolección de un musgo completo de 729 cm^2 de superficie. Dicho musgo se recogió íntegro en celdas de $3\times 3\text{ cm}$ (previamente se había estudiado que una superficie de 9 cm^2 podría contener un número de tardígrados representativo), recolectando un total de 75 celdas de 9 cm^2 , separadas directamente en el campo, recogidas en cajas independientes y trasladadas al laboratorio donde se separó el material (tras 12 horas de remojo) bajo la lupa binocular. En cada una de las cuadrículas se anotó el número total de tardígrados. Conocido el número de tardígrados por celda de 9 cm^2 del musgo, y asumiendo que existe una relación entre la abundancia y la riqueza de especies (estudiada en otros grupos: Hurlbert, 1971; Magurran, 1998; Siemann *et al.*, 1999), se trata de comparar el número de tardígrados recolectados según la simulación y el número de tardígrados esperado en base a los datos reales del musgo.

La simulación se ha realizado mediante un programa de BASIC desarrollado para este trabajo (Tabla 5.1.1). En la simulación se trata de estudiar: (1) por un lado, la superficie óptima de cada muestra, es decir, la superficie de la unidad de muestreo y (2) por otro lado, el número de unidades de muestreo por musgo más conveniente, valorando en cada caso el esfuerzo de muestreo y los resultados. Se estudian cinco superficies posibles para unidades de muestreo: 9 cm^2 (1 celda de $3\times 3\text{ cm}$), 18 cm^2 (2 celdas de $3\times 3\text{ cm}$), 27 cm^2 (3 celdas de $3\times 3\text{ cm}$), 36 cm^2 (4 celdas de $3\times 3\text{ cm}$) y 54 cm^2 (6 celdas de $3\times 3\text{ cm}$). La superficie de 45 cm^2 (5 celdas de $3\times 3\text{ cm}$) no se utilizó por los inconvenientes técnicos que implicaba su contorno asimétrico. El programa de BASIC desarrollado simula el muestreo al azar de un musgo, de forma que cada vez que se inicia un muestreo se restablecen las celdas escogidas la vez anterior (con reemplazo), es decir, se supone que cada muestreo es nuevo. Se realiza una simulación para cada unidad de muestreo analizada (9 cm^2 , 18 cm^2 , 27 cm^2 , 36 cm^2 y 54 cm^2) y para cada número de unidades de muestreo por musgo estudiado (1 unidad de 9 cm^2 , 2 unidades de 9 cm^2 , 3 unidades de 9 cm^2 ,....., 20 unidades de 9 cm^2 ,.....). Las superficies totales muestreadas por si-

Tabla 5.1.1: Programa de ordenador en BASIC, que se utilizó para la simulación.

```

50 D$="muestreo"
70 N=0: NO=5: NC=81
110 DATA 20, 20, 20, 20, 10
120 data 1,2,3,4,6
130 data 81, 40, 27, 17, 13
205 DATA 50, 37, 27, 9, 12, 31, 10, 26, 53, 36, 47, 19, 43, 12, 13, 34, 26
210 DATA 5, 43, 40, 33, 18, 14, 26, 63, 38, 39, 22, 12, 18, 11, 33, 20, 33
215 DATA 6, 5, 5, 12, 4, 19, 21, 46, 36, 17, 36, 16, 10, 12, 14, 46, 46, 30
220 data 14,12,17,17,7,47,22,13,14,32,72,8,28,9,39,41, 40
225 data 18, 13, 2, 29, 22, 1, 7, 11, 12, 98, 7, 8 .c 227
230 DATA 87, 21, 58, 36, 83, 55, 32, 60, 83, 38, 32, 65, 101, 34, 38
235 data 44, 39, 9, 17, 40, 53, 82, 26, 60, 58, 44, 19, 34, 69, 85, 46
240 data 36, 49, 80, 47, 32, 3, 105, 18, 20 241 ,
245 data 114, 52, 89, 102, 69, 65, 116, 58, 140, 52, 64, 44, 21, 86, 89
260 data 38, 106, 56, 41, 82, 118, 45, 120, 33, 52, 30, 113
261 '
265 data 108, 137, 91, 143, 133, 78, 60, 103, 64, 35, 114, 115, 78
270 data 132, 82, 118, 125
271 '
275 data 166, 170, 181, 198, 116, 65, 175, 144, 97, 200, 165, 85, 143
310 for K=1 to 5:READ N(K) : next
320 for K=1 to 5:read D1(K) : next
330 for K=1 to 5:read D2(K) : next
350 for K=1 to 5:for I=1 to D2(K) :READ DD(K,I) :next I, K
910 randomize (timer)
950 CLS: PRINT "Nombre del fch. dir: " D$ : PRINT
960 PRINT "ENT= SI, Otra tecla= DAR nombre"
970 L$=INKEY$ : IF L$="" THEN 970 ELSE EZ=ASC (L$ )
980 IF EZ<>13 THEN LOCATE 1,22:INPUT "", D$
1010 for K=1 to N0
1012 D1$ (K) ="Caso"+str$ (K) +" de"+str$ (N (K) ) +" intentos, "
1014 D2$ (K) ="con unidades de"+str$ (D1 (K) ) +" cuadr i culas "
1015 for I=1 to N(K) : N=N+1:cls
1020 JJ=INT (D2 (K) /I )
1025 print "Caso" K " , " JJ "muestreos de" I " unidades de" D1 (K) "cuadrículas"
1030 for J=1 to JJ: S=0:for L=1 to 81: DX(L)=0: next
1035 for L=1 to I
1040 NR=INT(RND*(D2(K))+1) : if DX(NR)=1 then 1040
1060 DX(NR)=1
1090 S=S+DD(K,NR)
1140 next L
1210 D(N,J)= S/I
1220 print using "###.# "; D(N,J) ;
1230 next J
1250 locate 23,1: print"PULSE una tecla para continuar";
1260 L$=INKEY$ : IF L$=" " THEN 1260
1290 next I
1390 next K
1950 locate 24,1 : print"PULSE una tecla para grabar" ;
1960 L$=INKEY$ : IF L$="" THEN 1960
7710 OPEN "O" , #1, ZD$+D$
7715 NM=N: N=0
7720 WRITE #1, "2",date$,NO,NM,NC,D1,D2$,D3$,D1,D2,D3,D4$
7730 FOR K=1 TO No
7735 WRITE #1, "",N(K) ,DO$ (K) ,D1$ (K) ,D2$ (K) ,D3$ (K) ,D1 (K) ,D2 (K) ,D3 (K) ,D4$ (K)
7740 FOR I=1 TO N(K) :N=N+1
7745 FOR J=1 TO NC:PRINT #1,USING "###.# "; D(N,J);
7750 NEXT J:PRINT #1,""
7760 NEXT I,K
7790 CLOSE #1: END
9900 LOAD..c:\programs\gw\muestreo.asc:Stop
9990 for K=1 to 5: for I=1 to 81: print DD(K,I) 9995 next I:print
9997 L$=INKEY$ : IF L$="" THEN 9997 9998 next K

```

mulación (por cada unidad de muestreo y número de unidades de muestreo estudiadas por musgo) se hacen comparables entre sí igualando las superficies totales, es decir se varía el número de veces que se muestrea: se muestrea 81 veces cuando el caso es de 1 unidad de 9 cm² por musgo, 40 veces cuando el caso es de 2 unidades de 9 cm², etc.

En cada simulación (para cada unidad de muestreo y número de unidades de muestreo estudiadas por musgo) se guarda el valor del número de tardígrados por unidad de muestreo estudiada (9 cm², 18 cm², 27 cm², 36 cm² o 54 cm²) (Figura 5.1.1). Al final de cada simulación (una simulación sería, por ejemplo, las 81 veces que tomamos muestras del musgo de 1 unidad de muestreo de 9 cm²) se calcula la media del número de tardígrados obtenido, dividiendo por el número de unidades que se han estudiado, es decir, entre 1 y 20. Por otro lado, se calcula el valor esperado, a partir del número total de tardígrados del musgo (1994 tardígrados) y el número total de unidades de muestreo analizadas por musgo (para las unidades de 1 celda de 9 cm² son 81 unidades, para las unidades de 2 celdas de cm² son 40,5 unidades, etc.). Finalmente se compara el valor esperado con la media obtenida en cada simulación.

Los resultados obtenidos para p del análisis de χ^2 , para cada una de las superficies de la unidades de muestreo (9 cm², 18 cm², 27 cm², 36 cm² o 54 cm²) y número de unidades de muestreo estudiadas por musgo, se muestran en la Tabla 5.1.2. Se observa que con las unidades de muestreo de 9 cm² (1 celda de 3x3 cm) se tiene que estudiar menos superficie del musgo para obtener un número de tardígrados por unidad de muestreo razonablemente representativo del musgo (Tabla 5.1.2). El problema se plantea al tratar de determinar el número de unidades de muestreo de 9 cm² que estudiar por musgo. Los resultados obtenidos con la simulación indican que habría que estudiar un mínimo de 10 unidades de muestreo de 9 cm² por musgo, pero esto implicaría una inversión de tiempo por musgo desorbitada (entre 20 y 60 horas por musgo). Por lo tanto, teniendo en cuenta que el objetivo de este trabajo es la diversidad de especies del *phylum* Tardigrada en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama, parece razonable invertir ese tiempo en ampliar la región que se va a estudiar (en vez de estudiar intensivamente algunos musgos). En consecuencia, se selecciona como unidad de muestreo una celda de 9 cm² por musgo. Con el fin de que las muestras sean comparables, se toma la misma superficie en los cinco medios estudiados por punto de muestreo (musgo de roca, musgo de tronco, liquen de roca, liquen de tronco y hojarasca).

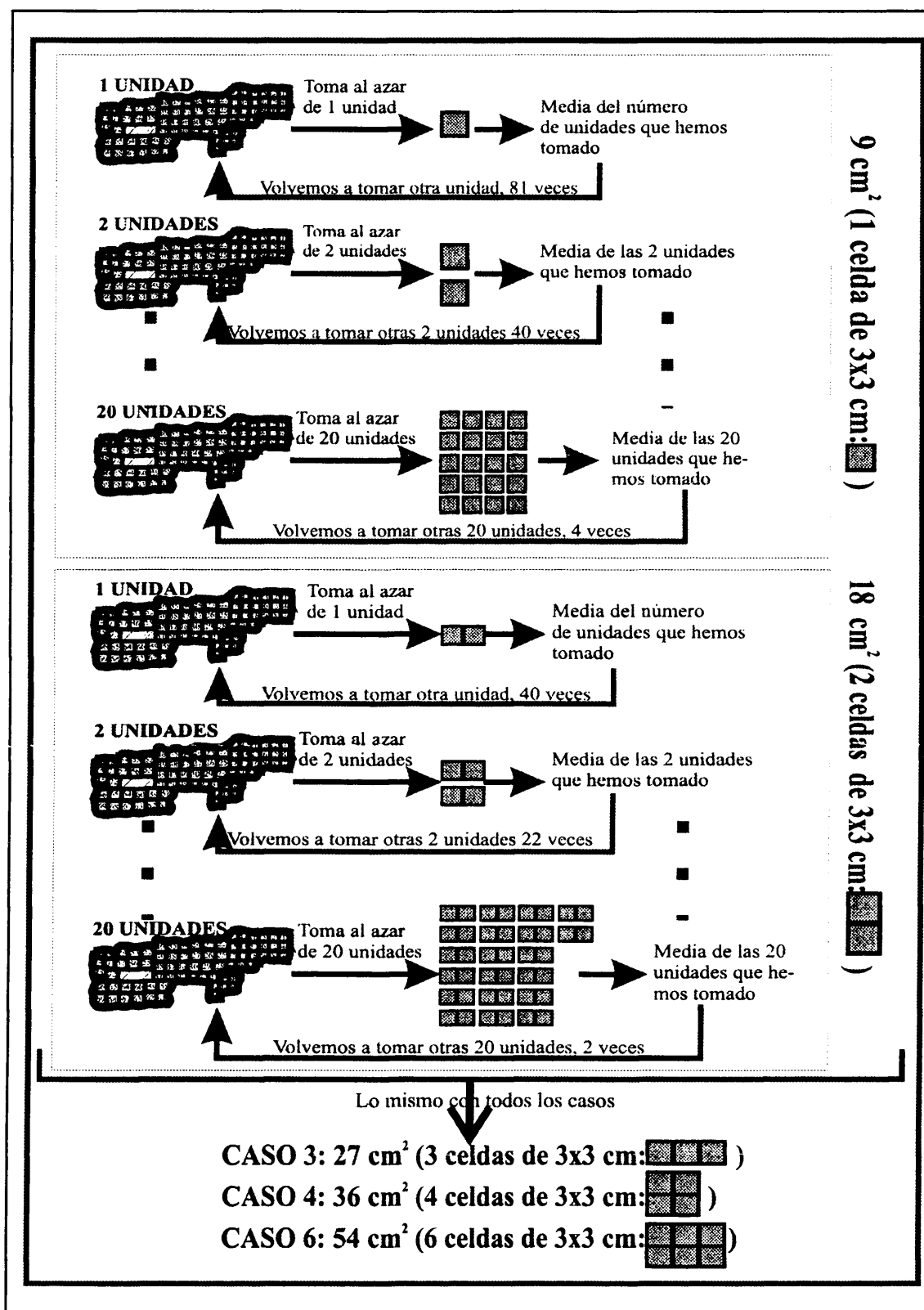


Figura 5.1.1: Esquema de cómo funciona la simulación diseñada para determinar la superficie del unidad de muestreo.

Tabla 5.1.2: Número de unidades de muestreo para cada superficie de unidad de muestreo analizada y los valores de p del análisis χ^2 correspondientes para cada combinación: superficie de la unidad de muestreo y número de unidades de muestreo por musgo. En la zona inferior de la Tabla, se especifica Superficie total óptima estudiada por musgo y por superficie de unidad de muestreo analizada según resultados del análisis χ^2 (cm^2), y el número de unidades de muestreo por musgo y por superficie de unidad de muestreo analizada según resultados del análisis χ^2 .

SUPERFICIE DE LAS UNIDADES DE MUESTREO Y VALORES DE p CORRESPONDIENTES										
9 cm ²	p	18 cm ²	p	27 cm ²	p	36 cm ²	p	54 cm ²	p	
NÚMERO DE UNIDADES DE MUESTREO POR MUSGO	1	6,18E-67	1	0	1	0	1	2,39E-94	1	8,93E-57
	2	4,68E-31	2	1,82E-70	2	7,48E-28	2	4,17E-19	2	1,73E-34
	3	5,21E-12	3	1,79E-08	3	6,57E-19	3	2,50E-06	3	8,82E-13
	4	3,94E-11	4	4,15E-14	4	4,32E-07	4	0,08896	4	1,13E-05
	5	0,00399	5	7,57E-22	5	1,37E-05	5	0,00669	5	0,00307
	6	8,44E-06	6	1,73E-06	6	5,07E-09	6	0,77195	6	0,03437
	7	0,20127	7	1,08E-06	7	0,00421	7	0,7811	7	0,83637
	8	0,13871	8	2,66E-04	8	0,00652	8	0,9707	8	0,9652
	9	0,92874	9	0,01616	9	0,99138	9	0,98339	9	0,99597
	10	0,8324	10	0,59866	10	1,38E-04	10	0,99858	10	0,99995
	11	0,04091	11	0,85915	11	0,27372	11	0,99991	11	0,99995
	12	0,21456	12	0,17067	12	0,13871	12	0,99998	12	1
	13	0,82019	13	0,66783	13	0,98422	13	1	13	1
	14	0,97439	14	0,80756	14	0,47552	14	1		
	15	0,47028	15	0,97772	15	0,97772	15	1		
	16	0,84029	16	0,94221	16	0,79891	16	1		
	17	0,99716	17	0,98578	17	0,99279	17	1		
	18	0,98339	18	0,98578	18	0,98789				
	19	0,93793	19	0,99086	19	0,97665				
	20	0,96371	20	0,99981	20	0,98789				
Superficie total óptima estudiada por musgo y por superficie de unidad de muestreo analizada según resultados del análisis χ^2 (cm ²)										
117-144		234-252		432-459		216-252		378		
Número de unidades de muestreo por musgo y por superficie de unidad de muestreo analizada según resultados del análisis χ^2										
10-16		13-14		16-17		6-7		7		

5.2.- DISTRIBUCIÓN ACTUAL DE LOS TARDÍGRADOS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA E ISLAS BALEARES Y CHAFARINAS

La base de datos que se ha elaborado con la información existente en la bibliografía sobre las especies del *phylum* Tardigrada en la Península Ibérica, Islas Baleares e Islas Chafarinas, ha permitido establecer un marco de referencia a partir del cual plantearse otros trabajos sobre los tardígrados ibéricos, incluido el del presente estudio. Las especies encontradas, los lugares y los medios muestreados donde han aparecido los tardígrados son algunos de los datos que una recopilación de este tipo puede ofrecer. Gran parte de esa información, que aparece en esta memoria, ya se ha publicado (Guil, 2002). La base de datos arriba mencionada cuenta con 1.030 registros (un registro es cada ficha de la base de datos que difiere del resto en, al menos, un campo de información: taxonómico, geográfico y/o autoecológico) para el archivo de Localidades, 36 registros en el de Bibliografía, 121 en el de Especies y 127 registros en el de Taxonomía que se corresponden con 12 grupos de categorías taxonómicas.

Dieciocho científicos de diversas nacionalidades han publicado en 91 años los únicos 35 artículos sobre tardígrados ibéricos que existen (sin contar el trabajo de Heinis, 1908, único sobre los tardígrados en las Islas Canarias; Tabla 2.7.1), mientras que a nivel mundial se han publicado hasta la actualidad 835 artículos relacionados con el *phylum* Tardigrada según los datos que pueden obtenerse en el *Zoological Record*. A pesar de haberse publicado pocos artículos sobre los tardígrados en la Península Ibérica, han sido muy productivos ya que se han descrito un género, 10 especies y dos subespecies nuevas para la ciencia. Sólo seis de los 35 trabajos tratan los tardígrados marinos, ninguno de ellos de las costas portuguesas. En la Tabla 5.2.1 se presenta una clasificación con las especies de Tardigrada encontradas en la Península Ibérica y islas Baleares y Chafarinas según la bibliografía (Guil, 2002). En esta tabla aparecen las especies ordenadas por clase, orden, familia, género y especie. También se incluyen las sinonimias halladas de cada especie, las localidades donde aparecen y los medios (hábitats y sustratos), donde se recolectaron los especímenes, y la referencia de la primera cita de cada especie en dicha zona. En la Tabla 5.2.2 se presentan las localidades donde se han encontrado tardígrados a lo largo de los casi 100 años de estudio; también aparece el país, la Región (Portugal) o la Comunidad Autónoma (España), el Distrito (Portugal) o la Provincia (España) y las coordenadas UTM, cuando se han podido determinar (Guil, 2002). Además, se han incluido el número de registros para cada localidad, lo que puede dar una idea del esfuerzo de muestreo, el número de especies y el tipo de hábitat y sustrato que se estudió en cada una de ellas.

En la bibliografía se han encontrado 118 especies (en la Tabla 5.2.1 las especies *Echiniscoides sigismundi hispaniensis* y *Echiniscoides sigismundi mediterraneus* son consideradas como dos subespecies), sin embargo, *Macrobiotus dubius* no se ha tenido en cuenta en los análisis ya que Ramazzoti (1972) y McInnes (1994) la trataron como especie dudosa. De esas 118 especies, 98 son limnoterrestres y 20 son marinas. En la Figura 5.2.1, en la que se han representado las localidades muestreadas (con números que se corresponden con los de la Tabla 5.2.2), se puede observar que el estudio del *phylum* Tardigrada en Portugal ha sido más exhaustivo y amplio que en España, donde se ha realizado un trabajo irregular y centrado en determinadas zonas (Guil, 2002). Se puede apreciar cómo la concentración de puntos en Portugal se extiende por todo el país, mientras que en España éstos se concentran en los Pirineos, en Cataluña y en Madrid, hallándose algunos puntos dispersos por Andalucía y Valencia. Aún así, el 58,7% de las especies ibéricas ha sido citado en Portugal y el 77,7% en España (Guil, 2002). Además, de las 71 especies limnoterrestres encontradas en Portugal, 23 sólo se han encontrado en este país y de las 94 especies limnoterrestres españolas, son 42 las que sólo han aparecido en España (Guil, 2002). A estas 42 especies limnoterrestres hay que añadir las 20 especies marinas (Tabla 5.2.1). Más aún, no sólo hay especies que aparecen sólo en uno u otro país, sino que también hay géneros: *Doryphoribius*, *Pseudobiotus*, *Astatumen*, *Richtersius*, *Cornechiniscus* y *Testechiniscus* sólo se han localizado en España, mientras que *Hebesuncus*, *Itaquascon* e *Hypechiniscus*, sólo en Portugal. Los tardígrados ibéricos han aparecido en un total de 233 localidades: 126 en Portugal, 105 en España, una en Andorra y otra en Gibraltar (Guil, 2002).

En la Figura 5.2.2 se muestra la distribución de cada una de las especies encontradas en la Península Ibérica, islas Baleares e islas Chafarinas en el mismo orden en que aparecen en la Tabla 5.2.1. A pesar de que el esfuerzo de muestreo en la Península Ibérica no ha sido homogéneo en toda la región, más intensivo y exhaustivo en Portugal y más esporádico en España, sí se pueden apreciar algunas tendencias en la distribución de las especies. En primer lugar, y como se ha comentado en el párrafo anterior, hay especies que sólo aparecen en Portugal (por ejemplo, *Calohypsibius verrucosus*, *Astatumen trinacriae* o *Hebesuncus conjungens*) o sólo en España (por ejemplo, *Diphascon* (*Diphascon*) *pingue*, *Isohypsibius lunulatus*, *Dactylobiotus ambiguus* o *Murrayon dianeae*) y todas ellas presentan una distribución muy restringida (Figura 5.2.1). Hay muy pocas especies de las que se pueda decir que tengan una distribución amplia, pero si se atiende a la dis-

tribución de las especies en Portugal (que como ya se ha comentado está más estudiada que España) sí aparecen casos, como por ejemplo los de *Macrobiotus richtersi*, *Macrobiotus recens*, *Minibiotus intermedius*, *Macrobiotus hufelandi* y *Milnesium tardigradum* (Figura 5.2.1), que se corresponden con especies muy extendidas en el resto del Mundo e, incluso, especies consideradas cosmopolitas (*Minibiotus intermedius*, *Macrobiotus hufelandi* y *Milnesium tardigradum*) (McInnes, 1994).

Un sencillo análisis de correlación (correlación de *Spearman* por ser variables no paramétricas; Tabla 5.2.3) o una ANOVA (*Kruskal-Wallis* por la misma razón; Tabla 5.2.4) de las variables recogidas en la base de datos (número de especies por localidad y por región; número de géneros por localidad y por región; número de registros por localidad, por región y por hábitat-sustrato; número de localidades por región; y número de hábitat-sustratos por localidad y por especie) pueden dar una idea de las tendencias del esfuerzo de muestreo que se ha venido realizando en el estudio de tardígrados en la Península Ibérica, islas Baleares e islas Chafarinas (Guil, 2002). Se han realizado dos análisis paralelos, uno con todos los hábitats y sustratos estudiados en los diferentes trabajos publicados y otro sólo con los musgos, puesto que es un medio estudiado en prácticamente todos los trabajos, con lo que se uniformizan los datos.

Los coeficientes de correlación de *Spearman* son todos positivos y cualitativamente iguales, pero los que provienen del análisis sólo con los musgos son menores respecto a los llevados a cabo con todos los medios (Tabla 5.2.3). Esto quiere decir que la diversidad específica y genérica (medida en número de especies y géneros respectivamente) aumentan al aumentar el esfuerzo de muestreo, tanto extendiendo la zona geográfica estudiada, como aumentando la diversidad de medios por punto de muestreo, aunque el aumento es mayor en el primer caso (Tabla 5.2.3) (Guil, 2002). De todas formas hay que ser cauto en estas interpretaciones, puesto que el número de hábitats y sustratos, el número de localidades y el número de registros también están relacionados entre sí. La mayor diversidad de especies y géneros se encuentra en la mezcla de musgo y líquenes, aunque es también el medio que más se ha estudiado (Tabla 5.2.4). En los resultados del análisis de *Kruskal-Wallis* (Tabla 5.2.4.A) se puede observar que la hojarasca, el musgo y el sustrato marino son otros medios muy diversos en cuanto a tardígrados, y que dentro de los musgos los que aparecen con líquenes (tanto en roca como en los troncos de los árboles) y junto a hepáticas, presentan mayores valores de diversidad específica y genérica (Tabla 5.2.4.B) (Guil, 2002). También se puede advertir que se han recogido más muestras de musgo y hojarasca que del resto de medios (Tabla 5.2.4.A).

Las localidades con más diversidad específica tienen un máximo de 10 especies; una es la localidad de Andorra (la número 29), otra está en España (la 13) y 7 en Portugal (9, 25, 40, 43, 107, 114 y 139) (Tabla 5.2.2). Estas localidades también se caracterizan por tener el mayor número de registros (Tabla 5.2.2). El mayor esfuerzo de muestreo, en número de localidades, se ha efectuado en Portugal, donde están el 54% del total de las localidades estudiadas, frente a España, con un 45%, pero también ha habido mayor esfuerzo de muestreo en número de registros en Portugal respecto a España (Tabla 5.2.2.). Sin embargo, el mayor porcentaje de especies y géneros limnoterrestres encontrados se encuentra en España (78% y 83% respectivamente; Tabla 5.2.1), como se indicó anteriormente.

Respecto a la Comunidad de Madrid (CM), apuntar que hasta el presente se habían encontrado 22 especies de tardígrados en esta provincia (Tabla 2.7.2), resultado de este estudio se han hallado un total de 47 especies y una subespecie, siendo coincidentes con la bibliografía 13 de las ellas. Hay 3 géneros que se habían encontrado en la CM, *Calohypsibius*, *Dactylobiotus* y *Pseudobiotus*, y que no han aparecido en esta memoria, probablemente porque son géneros asociados al medio dulceacuícola (que no se ha trabajado en este estudio). Por otro lado, el desarrollo de este trabajo en la Sierra ha supuesto la descripción de dos nuevas especies para la ciencia (de los géneros *Macrobiotus* y *Minibiotus*) y se han citado por primera vez en la CM, 8 géneros y 32 especies (que más adelante se detallarán).

Tabla 5.2.1: Especies ibéricas del *phylum* Tardigrada citadas en la bibliografía. Para cada especie se ha anotado entre corchetes la sinonimias, la referencia del artículo en el que se cita la especie por primera vez en la Península Ibérica, el número de localidades ibéricas donde aparecen (que se corresponden con los códigos de la Tabla 5.2.2) y los medios donde se ha encontrado. L = líquen, M = musgo, A = arborícola, F = fanerógamas, R = roca, H = hojarasca, E = edáfico, Ac = acuático, Ch = charca, Es = estanque, SM = sedimento marino, Hep = hepática, Al = alga, Tur = turbera, I = Intersticial; MDulc = musgo en agua dulceacuícola. * Información no disponible.

CLASE	HÁBITAT-SUSTRATO
ORDEN	
FAMILIA	
GÉNERO	
ESPECIE [SINONIMIA] [PRIMERA CITA]	
LOCALIDAD	
EUTARDIGRADA Marcus, 1927	
APOCHELA Schuster, Nelson, Grigarick & Christenberry, 1980	
Milnesiidae Ramazzotti, 1962	
<i>Milnesium</i> Doyère, 1840	
<i>Milnesium tardigradum</i> Doyère, 1840 [Heinis, 1908; Da Cunha, 1941]	
11, 16, 18, 20, 25, 26, 27, 38, 43, 50, 60, 78, 85, 94, 95, 97, 108, 112, 114, 120, 123, 124, 128, 134, 137, 141, 143, 144, 145, 148, 151, 157, 158, 159, 161, 163b, 164, 169, 172, 173, 177, 179, 180, 182, 193, 211, 219, 225, 228, 231, 234, 241, 245	M, MR, L, LA, M+L, M+L A, M+L R, H
PARACHELA Schuster, Nelson, Grigarick & Christenberry, 1980	
Calohypsibiidae Pilato, 1969	
<i>Calohypsibius</i> Thulin, 1928	
<i>Calohypsibius ornatus</i> (Richters, 1900) [<i>Hypsibius</i> (<i>Calohypsibius</i>) <i>ornatus</i> (Richters, 1900); <i>Hypsibius</i> (<i>Calohypsibius</i>) <i>ornatus</i> + var. <i>spinosissima</i> Marcus, 1936; <i>Hypsibius</i> (<i>Calohypsibius</i>) <i>ornatus typicus</i> + <i>ornatus carpaticus</i> Bartos, 1940; <i>Hypsibius</i> (<i>Calohypsibius</i>) <i>armatus</i> Bartos; <i>Hypsibius</i> (<i>Calohypsibius</i>) <i>intermedius</i> Mihelcic, 1939; <i>Macrobiotus ornatus</i> var. <i>spinifer</i> Richters, 1900] [Da Cunha, 1941]	
40, 46, 49, 60, 66, 112, 139, 140, 150, 151	L, M+L, M+L A, F+M+L R
<i>Calohypsibius placophorus</i> (Da Cunha, 1943) [<i>Hypsibius</i> (<i>Calohypsibius</i>) <i>placophorus</i> Da Cunha, 1943] [Da Cunha, 1943]	
46	M+L, M+L A
<i>Calohypsibius verrucosus</i> (Richters, 1900) [<i>Hypsibius</i> (<i>Calohypsibius</i>) <i>scabrosus</i> Thulin, 1928; <i>Hypsibius</i> (<i>Calohypsibius</i>) <i>verrucosus</i> Richters, 1900; <i>Calohypsibius scabrosus</i> Thulin, 1928][Da Cunha, 1947 a]	
20, 39, 40, 114, 151	L, LR, MA
Hypsibiidae Pilato, 1969	
<i>Astatumen</i> Pilato, 1997	
<i>Astatumen trinacriae</i> (Arcidiacono, 1962) [<i>Itaquacon trinacriae</i> Arcidiacono, 1962] [Maucci & Durante Pasa, 1985]	
39, 112, 114, 115, 120b, 137, 138, 139, 140, 141	M+L
<i>Diphascon</i> Plate, 1889	
<i>Adropion</i> Pilato, 1987	
<i>Diphascon</i> (<i>Adropion</i>) <i>prosirostre</i> Thulin, 1928 [Maucci & Durante Pasa, 1984]	
29, 139	M+L
<i>Diphascon</i> (<i>Adropion</i>) <i>scoticum</i> Murray, 1905 [<i>Hypsibius</i> (<i>Diphascon</i>) <i>scoticus</i> Marcus, 1936; <i>Diphascon crozetense</i> Richters, 1907; <i>Hypsibius scoticus</i> Thulin, 1911; <i>Diphascon scoticus</i> Dastych, 1974] [Rodríguez Roda, 1946]	
127, 239	M, MR
<i>Diphascon</i> Pilato, 1987	
<i>Diphascon</i> (<i>Diphascon</i>) <i>alpinum</i> Murray, 1906 [<i>Hypsibius</i> (<i>Diphascon</i>) <i>alpinum</i> Marcus, 1936; <i>Hypsibius</i> (<i>Diphascon</i>) <i>alpinus</i> Murray, 1906] [Da Cunha, 1944 a]	
40, 44, 67, 104, 114, 131, 132, 156	M, MA, MR, M+L A, M+L R
<i>Diphascon</i> (<i>Diphascon</i>) <i>chilenense</i> Plate, 1888 [<i>Hypsibius</i> (<i>Diphascon</i>) <i>chilenensis</i> Marcus, 1936] [Maucci & Durante Pasa, 1984]	
39, 43, 44, 115, 139, 141, 152, 153, 154, 155	M+L
<i>Diphascon</i> (<i>Diphascon</i>) <i>nobilei</i> (Binda, 1969) [<i>Hypsibius</i> (<i>Diphascon</i>) <i>nobilei</i> Binda, 1969][Maucci & Durante Pasa, 1984]	
104	*
<i>Diphascon</i> (<i>Diphascon</i>) <i>nodulosum</i> (Ramazzotti, 1957) [<i>Hypsibius</i> (<i>Diphascon</i>) <i>nodulosum</i> Ramazzotti, 1957] [Guil, 2002]	
255 (16 especímenes)	H, LT

Tabla 5.2.1 (Continuación)

CLASE	HÁBITAT-SUSTRATO
ORDEN	
FAMILIA	
GÉNERO	
ESPECIE [SINONIMIA] [PRIMERA CITA]	
LOCALIDAD	
<i>Diphascon (Diphascon) oculatum</i> Murray, 1906 [<i>Diphascon canadensis</i> Murray, 1910; <i>Hypsibius vancouverensis</i> Thulin, 1911; <i>Hypsibius (Diphascon) oculatus</i> Murray] [Rodríguez Roda, 1946]	
71, 128, 136, 239	LA, LE, LR, MR
<i>Diphascon (Diphascon) pingue</i> (Marcus, 1936) [<i>Hypsibius (Diphascon) pingue</i> Marcus, 1936] [Guil, 2002]	
256 (1 espécimen), 257 (1 espécimen)	H (Oaks), MR
<i>Diphascon (Diphascon) recamieri</i> Richters, 1911 [<i>Hypsibius (Diphascon) recamieri</i> Marcus, 1936 et Auct.; <i>Isohypsibius recamieri</i> Richters, 1911] [Mihelcic, 1954]	
64, 99	MA, H
<i>Diphascon (Diphascon) rugocaudatum</i> (Rodríguez Roda, 1952) [<i>Hypsibius (Diphascon) rugocaudatus</i> Rodríguez Roda, 1952] [Rodríguez Roda, 1952]	
71	LE
<i>Diphascon (Diphascon) rugosum</i> (Bartos, 1935) [<i>Hypsibius (Diphascon) rugosus</i> Bartos, 1935] [Rodríguez Roda, 1952]	
28	MR
<i>Doryphoribius Pilato</i> , 1969	
<i>Doryphoribius flavus</i> (Iharos, 1966) [<i>Hypsibius flavus</i> Iharos, 1966; <i>Isohypsibius flavus</i> (Iharos, 1966); <i>Hypsibius (Isohypsibius) flavus</i> (Iharos, 1966); <i>Hypsibius (Doryphoribius) citrinus</i> Maucci, 1972; <i>Doryphoribius citrinus</i> (Maucci, 1972)] [Maucci & Durante Pasa, 1984]	
70	MA
<i>Hebesuncus Pilato</i> , 1987	
<i>Hebesuncus conjungens</i> (Thulin, 1911) [<i>Diphascon conjungens</i> Thulin, 1911; <i>Hypsibius conjungens</i> Thulin, 1991; <i>Hypsibius (Hypsibius) conjungens</i> Marcus, 1936] [Da Cunha, 1941]	
9, 114, 133, 157	M+L, M+L+Hep Dv
<i>Hypsibius Ehrenberg</i> , 1848	
<i>Hypsibius camelopardis</i> Ramazzotti & Maucci, 1983 [Ramazzotti & Maucci, 1983]	
43, 61	M+L
<i>Hypsibius convergens</i> (Urbanowicz, 1925) [Da Cunha, 1941]	
10, 12, 13, 28, 31, 69, 79, 96, 107, 108, 115, 126, 139	M, MR, M+L, H
<i>Hypsibius dujardini</i> (Doyère, 1840) [<i>Macrobiotus dujardin</i> Doyère, 1840; <i>Macrobiotus lacustris</i> + <i>palustris</i> Dujardin, 1851; <i>Macrobiotus tetradactylus</i> Lance, 1896; <i>Macrobiotus murrayi</i> Richters, 1907; <i>Macrobiotus breckneri</i> Richters, 1910; <i>Macrobiotus samoanus</i> Richters, 1908; <i>Macrobiotus ursellus</i> Della Valle, 1915; <i>Hypsibius dujardini</i> + <i>murrayi</i> Marcus, 1929] [Rodríguez Roda, 1949]	
45, 64, 67, 84	M, MAc, MR, H
<i>Hypsibius microps</i> Thulin, 1928 [<i>Hypsibius pallidus</i> Cuénot, 1932 (no Thulin, 1911)] [Maucci & Durante Pasa, 1984]	
67, 74, 139, 152, 175, 246	MA, M+L
<i>Hypsibius pallidus</i> Thulin, 1911 [<i>Macrobiotus convergens</i> Urbanowicz, 1925; <i>Hypsibius microps</i> Thulin, 1928] [Da Cunha, 1941]	
10, 29, 31, 40, 50, 66, 79, 114, 126, 134, 239, 242	FR, LA, LR, M, MR, M+L, M+L A
<i>Hypsibius scabropygus</i> Cuénot, 1929 [Rodríguez Roda, 1952]	
71, 72	LA, LE
<i>Hypsibius scabrosus</i> (Murray, 1911) [<i>Macrobiotus ornatus</i> Richters; <i>Hypsibius verrucosus</i> (Thulin, 1991 and Marcus, 1928); <i>Calohypsibius scabrosus</i> Thulin, 1928] [Da Cunha, 1944 a]	
40, 66	LA, LR, M+L
<i>Isohypsibius Thulin</i> , 1928	
<i>Isohypsibius annulatus</i> (Murray, 1911) [<i>Macrobiotus annulatus</i> Murray, 1905; <i>Hypsibius annulatus</i> Thulin, 1911; <i>Hypsibius (Isohypsibius) annulatus</i> Marcus 1929 y 1936; <i>Hypsibius (Isohypsibius) annulatus</i> Ramazzotti, 1962 y 1972] [Rodríguez Roda, 1949]	
29, 84, 109	MAc
<i>Isohypsibius josephi</i> (Iharos, 1964) [<i>Hypsibius (Isohypsibius) josephi</i> Iharos, 1964] [Maucci & Durante Pasa, 1985]	
163	M+L

Tabla 5.2.1 (Continuación)

CLASE		
ORDEN		
FAMILIA		
GÉNERO		
ESPECIE [SINONIMIA] [PRIMERA CITA]		
LOCALIDAD		HÁBITAT-SUSTRATO
<i>Isohypsibius lunulatus</i> (Iharos, 1966) [<i>Hypsibius (Isohypsibius) lunulatus</i> Iharos, 1966] [Maucci & Durante Pasa, 1984]	35, 111, 175	M+L
<i>Isohypsibius mammosus</i> (Iharos, 1964) [<i>Hypsibius (Isohypsibius) mammosus</i> Iharos, 1964] [Fontoura, 1982]	107	M
<i>Isohypsibius marcellinoi</i> (Binda & Pilato, 1971) [<i>Hypsibius (Isohypsibius) marcellinoi</i> Binda & Pilato, 1971] [Guil, 2002]	258 (1 espécimen)	Alga en una fuente
<i>Isohypsibius monstruosus</i> Maucci, 1991 [Maucci, 1991]	13	M
<i>hypsibius montanus</i> (Mihelcic, 1938) [<i>Hypsibius (Isohypsibius) josephi</i> Iharos, 1964; <i>Hypsibius (Isohypsibius) montanus</i> Mihelcic, 1938] [Lewin Osorio, 1984]	124	M
<i>Isohypsibius nodosus</i> (Murray, 1907) [<i>Hypsibius (Isohypsibius) nodosus</i> Murray, 1907] [Mihelcic, 1955]	65	MA
<i>Isohypsibius prosostomus</i> (Thulin, 1928) [<i>Hypsibius (Isohypsibius) prosostomus</i> Thulin, 1928] [Da Cunha, 1948]	13, 44, 51, 77, 107, 126, 135, 183, 184	LR, M, M+L
<i>Isohypsibius sattleri</i> (Richters, 1902) [<i>Isohypsibius bakonyiensis</i> Iharos, 1964; <i>Hypsibius (Isohypsibius) sattleri</i> (Richters, 1902) (<i>partim</i>)] [Da Cunha, 1947 a]	29, 65, 73, 118, 221	MA, M+L, M+L A
<i>Itaquascon</i> Barros, 1939		
<i>Itaquascon ramazzottii</i> Iharos, 1966 [Fontoura, 1981]	107, 114	M, M+L A, M+L R
<i>Pseudobiotus</i> Schuster, Nelson, Grigarick & Christenberry, 1980		
<i>Pseudobiotus augusti</i> Murray, 1907 [<i>Macrobiotus augusti</i> Murray, 1907; <i>Macrobiotus lacustri</i> Wenck, 1914; <i>Hypsibius augusti</i> + <i>dujardini</i> Marcus, 1928 <i>partim</i> ; <i>Isohypsibius megalonyx</i> + <i>augusti</i> Thulin, 1928; <i>Hypsibius (Isohypsibius) megalonyx</i> + <i>augusti</i> Marcus, 1936] [Mihelcic, 1954]	23	MR
<i>Ramazzottius</i> Binda & Pilato, 1986		
<i>Ramazzottius novemcinctus</i> Marcus, 1936 [<i>Hypsibius novemcinctus</i> Marcus, 1936] [McInnes, 1991]	90	MR
<i>Ramazzottius oberhaeuseri</i> (Doyère, 1840) [<i>Hypsibius oberhaeuseri</i> Doyère, 1840; <i>Macrobiotus oberhaeuseri</i> Doyère, 1840; <i>Macrobiotus granulatus</i> Richters, 1908; <i>Macrobiotus spallanzanii</i> Della Valle, 1915] [Da Cunha, 1941]	10, 13, 26, 31, 43, 45, 48, 65, 97, 101, 105, 112, 114, 122, 129, 130, 131, 140, 141, 151, 155, 157, 180, 182, 211	L, LA, LR, MA, M+L, M+L A, M+L R
<i>Macrobiotidae</i> Thulin, 1928		
<i>Dactylobiotus</i> Schuster, Nelson, Grigarick & Christenberry, 1980		
<i>Dactylobiotus ambiguus</i> (Murray, 1907) [<i>Macrobiotus ambiguus</i> Murray, 1907] [Rodríguez Roda, 1952]	80, 81, 109	Mes, MTur
<i>Dactylobiotus dispar</i> (Murray, 1907) [<i>Macrobiotus dispar</i> Murray, 1907 <i>et Auct.</i>] [Rodríguez Roda, 1947]	82, 83, 84, 93	Ch, Es, AEs, MAc
<i>Dactylobiotus macronyx</i> (Dujardin, 1851) [<i>Macrobiotus macronyx</i> Dujardin, 1851 <i>et Auct.</i>] [Barros & Da Cunha, 1937]	9, 116, 117	Tanque agua, MDulc
<i>Dactylobiotus parthenogeneticus</i> Bertolani, 1981 [Guil, 2002]	22 (6 especímenes), 253 (1 espécimen)	I
<i>Dactylobiotus selenicus</i> Bertolani, 1981 [Guil, 2002]	254 (4 especímenes)	I
<i>Macrobiotus</i> Schultze, 1833		

Tabla 5.2.1 (Continuación)

CLASE	HÁBITAT-SUSTRATO
ORDEN	
FAMILIA	
GÉNERO	
ESPECIE [SINONIMIA] [PRIMERA CITA]	
LOCALIDAD	
<i>Macrobiotus areolatus</i> Murray, 1907 [<i>Macrobiotus echinogenitus</i> Richters, 1903 <i>partim</i> (no <i>M. echinogenitus</i> Richters, 1904); <i>Hypsibius areolatus</i> Marcus 1936; <i>Macrobiotus richtersi</i> type 2 Petersen, 1951 (no Murray); <i>Macrobiotus harmsworthi</i> Hallas, 1972 <i>partim</i> (no Murray)] [Barros & Da Cunha, 1937]	
9, 18, 19, 21, 43, 78, 85, 94, 107, 113, 120, 146, 147, 148, 158, 160, 163, 164, 175, 179, 196, 198, 199, 200, 201, 203,	M, M+L
<i>Macrobiotus baltatus</i> McInnes, 1991 [McInnes, 1991]	
67, 89, 90	MR
<i>Macrobiotus dubius</i> Murray, 1907 [Rodríguez Roda, 1952]	
109	M
<i>Macrobiotus echinogenitus</i> Richters, 1904 [<i>Macrobiotus crenulatus</i> Murray, 1907 (no <i>Macrobiotus echinogenitus</i> Richters, 1903)] [Heinis, 1908; Da Cunha, 1941]	
16, 46, 66, 72, 86, 87, 185, 239	MA, MDulc, MR, M+L A
<i>Macrobiotus furciger</i> Murray, 1906 [<i>Macrobiotus furcatus</i> Murray, 1906 (nec Ehrenberg, 1859); <i>Macrobiotus ehrenbergi</i> Heinis, 1921] [Maucci, 1991]	
13	M
<i>Macrobiotus grandis</i> Richters, 1911 [Lewin Osorio, 1984]	
95	M
<i>Macrobiotus harmsworthi</i> Murray, 1907 [<i>Macrobiotus echinogenitus</i> Richters, 1903 <i>partim</i> ; <i>Macrobiotus tetrodon</i> + <i>astronensis</i> Della Valle, 1915; <i>Macrobiotus echinogenitus</i> Cuénot, 1932 (no Richters); <i>Macrobiotus harmsworthi</i> Hallas, 1972 <i>partim</i>] [Rodríguez Roda, 1951]	
9, 19, 21, 29, 30, 43, 55, 58, 61, 63, 94, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 103, 104, 105, 114, 154, 175, 180, 183, 186, 187, 188, 189	E, H, M+L+Hep A, M+L+Hep R, M+L, M+L A, M+L R
<i>Macrobiotus hufelandi</i> Schultze, 1833 [<i>Macrobiotus eminens</i> Ehrenberg, 1859; <i>Macrobiotus hufelandii</i> Thulin, 1911; <i>Macrobiotus interruptus</i> Della Valle, 1914; <i>Arctiscon tetradactylum</i> Nitzsch, 1835; <i>Macrobiotus diodon</i> Della Valle, 1915] [Heinis, 1908; Da Cunha, 1941]	
8, 9, 11, 16, 17, 18, 19, 20, 23, 25, 27, 29, 30, 38, 39, 40, 42, 43, 44, 46, 47, 50, 53, 54, 62, 63, 64, 65, 67, 72, 78, 94, 96, 99, 107, 108, 112, 113, 114, 115, 119, 120, 122, 137, 138, 139, 140, 141, 146, 147, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 154, 155, 157, 158, 159, 160, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 172, 173, 174, 175, 176, 177, 179, 180, 182, 183, 184, 186, 187, 188, 189, 190, 191, 193, 194, 196, 198, 199, 200, 201, 203, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 219, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 227, 228, 231, 232, 233, 234, 236, 237, 239, 241, 242, 243, 244	H, LA, M+L+Hep A, M+L+Hep R, M+L+Hep Dv, MA, ME, MR, M+L, M+L A
<i>Macrobiotus lusitanicus</i> Maucci & Durante, 1986 [Maucci & Durante Pasa, 1985]	
112, 113, 114, 115	ME, MR, M+L
<i>Macrobiotus montanus</i> Murray, 1910 [<i>Macrobiotus morulatus</i> Bartos, 1936] [Maucci & Durante Pasa, 1984]	
55, 100	No información
<i>Macrobiotus occidentalis</i> Murray, 1910 [Barros & Da Cunha, 1937]	
9, 11, 114	LA, M+L
<i>Macrobiotus orcadensis</i> Murray, 1907 [Fontoura, 1981]	
95, 114	L, M
<i>Macrobiotus pallarii</i> Maucci, 1954 [<i>Macrobiotus aviglianae</i> Robotti, 1970] [Lewin Osorio, 1984]	
50	M
<i>Macrobiotus persimilis</i> Binda & Pilato, 1972 [Maucci & Durante Pasa, 1984]	
118, 119, 120, 122	M+L
<i>Macrobiotus recens</i> Cuénot, 1932 [<i>Macrobiotus hufelandi</i> forma <i>recens</i> Marcus 1936; <i>Macrobiotus hufelandi recens</i> Ramazzotti, 1962 and 1972 (no <i>Macrobiotus recens</i> Grigarick, Schuster & Toftner, 1973; no <i>Macrobiotus recens</i> Horning, Schuster & Grigarick, 1978)] [Maucci, 1979]	

Tabla 5.2.1 (Continuación)

CLASE	ORDEN	FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE [SINONIMIA] [PRIMERA CITA]	LOCALIDAD	HÁBITAT-SUSTRATO
					19, 24, 25, 26, 37, 40, 42, 43, 52, 55, 61, 114, 115, 119, 120b, 137, 139, 140, 151, 155, 158, 159, 161, 162, 163, 163b, 171, 172, 173, 177, 183, 186, 190, 198, 206, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 219, 220, 221	L, M, M+L, M+L A, M+L R
				<i>Macrobiotus richtersi</i> Murray, 1911 [<i>Macrobiotus harmsworthi</i> Thulin, 1911 (nec Murray); <i>Macrobiotus schultzei</i> Greeff, 1966; <i>Macrobiotus richtersi</i> Marcus, 1936 partim; <i>Macrobiotus richtersi</i> type I Petersen, 1951; <i>Macrobiotus harmsworthi</i> Hallas, 1972 partim (nec Murray)] [Rodríguez Roda, 1946]	13, 18, 29, 39, 42, 43, 50, 62, 72, 78, 83, 94, 95, 97, 106, 123, 124, 148, 149, 160, 163, 163b, 164, 167, 172, 175, 179, 182, 184, 186, 198, 200, 201, 208, 213, 221, 222, 223, 224, 225, 227, 228, 231, 232, 233, 234, 236, 241, 244	LA, LR, M, MR, M+L
				<i>Macrobiotus tetraplacoides</i> Fontoura, 1981 [Fontoura, 1981]	180	LA, LR
				<i>Minibiotus</i> Schuster, Nelson, Grigarick & Christenberry, 1980		
				<i>Minibiotus furcatus</i> (Ehrenberg, 1859) [<i>Macrobiotus furcatus</i> Ehrenberg, 1859; <i>Macrobiotus luteus</i> Thulin, 1928] [Da Cunha, 1941]	18, 24, 27, 40, 44, 61, 94, 114, 139, 157, 180, 211	LA, M+L, M+L A, M+L R
				<i>Minibiotus hufelandioides</i> (Murray, 1910) [<i>Macrobiotus hufelandioides</i> Murray, 1910] [Mihelcic, 1954]	23, 64	C, MR
				<i>Minibiotus intermedius</i> (Plate, 1888) [<i>Macrobiotus intermedius</i> Plate, 1888] [Heinis, 1908; Da Cunha, 1941]	9, 16, 20, 24, 25, 27, 29, 42, 43, 44, 45, 61, 67, 76, 87, 89, 94, 97, 104, 110, 111, 112, 113, 114, 120b, 122, 137, 138, 139, 147, 148, 150, 157, 158, 160, 163, 166, 169, 171, 175, 183, 186, 190, 193, 199, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 243	M+L+Hep, M, MA, MR, M+L, M+L R
				<i>Murrayon</i> Bertolani & Pilato, 1988		
				<i>Minibiotus pseudofurcatus</i> Pilato, 1972 [Maucci & Durante pasa, 1985]	25	M+L
				<i>Murrayon dianeae</i> (Kristensen, 1982) [<i>Macrobiotus dianeae</i> Kristensen, 1982] [Guil, 2002]	255 (4 especímenes)	MR, MT
				<i>Murrayon hibernicus</i> (Murray, 1911) [<i>Macrobiotus hibernicus</i> Murray, 1911] [Da Cunha, 1948]	67, 106, 221	MA, M+L
				<i>Murrayon pullari</i> (Murray, 1907) [<i>Macrobiotus pullari</i> Murray, 1907; <i>Macrobiotus dubius</i> Murray] [Da Cunha, 1947 a]	84, 240	M, Mac
				<i>Richtersius</i> (Pilato & Binda, 1987)		
				<i>Richtersius coronifer</i> (Richters, 1903) [<i>Macrobiotus coronifer</i> Richters, 1903; <i>Richtersia coronifer</i> (Richters, 1903); <i>Adorybiotus coronifer</i> (Richters, 1903)] [Rodríguez Roda, 1946]	13, 28, 64, 72	M
<hr/>						
				HETEROTARDIGRADA Marcus, 1927		
				ARTHROTARDIGRADA Marcus, 1927		
				Batillipedidae Ramazzotti, 1962		
				<i>Batillipes</i> Richters, 1909		
				<i>Batillipes dicrocercus</i> Pollock, 1970 [Maucci & Durante Pasa, 1984]	4	SM
				<i>Batillipes marcelli</i> Morone de Lucia, R. M., d'Addabbo-Gallo, M. & Grimaldi de Zio, S., 1988 [Villora Moreno & De Zio Grimaldi, 1996]	250	SM
				<i>Batillipes mirus</i> Richters, 1909 [Rodríguez Roda, 1947]	4	SM
				<i>Batillipes pennaki</i> Marcus, 1946 [Villora Moreno, 1993]	249	SM

Tabla 5.2.1 (Continuación)

CLASE	HÁBITAT-SUSTRATO
ORDEN	
FAMILIA	
GÉNERO	
ESPECIE [SINONIMIA] [PRIMERA CITA]	
LOCALIDAD	
<i>Batillipes phreaticus</i> Renaud-Debyser, 1959 [Villora Moreno, 1993] 247, 248, 249	SM
Halechiniscidae Ramazzotti, 1962	
<i>Actinarctus</i> Schulz, 1935	
<i>Actinarctus doryphorus</i> Schulz, 1935 [Villora Moreno & De Zio Grimaldi, 1996] 252	SM
<i>Actinarctus physophorus</i> Grimaldi de Zio, S., d'Addabbo Gallo, M., Morone de Lucia, R. M., Vacoarella, R. & Grimaldi, P., 1982 [Villora Moreno & De Zio Grimaldi, 1996] 252	SM
<i>Bathyechiniscus</i> Steiner, 1926	
<i>Bathyechiniscus tetronyx</i> Steiner, 1926 [<i>Styraconyx sargassi</i> Thulin, 1942] [Rodríguez Roda, 1947] 1, 2, 3	AM, SM
<i>Florarctus</i> Delamare-Deboutteville & Renaud-Mornant, 1965	
<i>Florarctus acer</i> Renaud-Mornant, 1989 [Villora Moreno & De Zio Grimaldi, 1996] 252	SM
<i>Florarctus asper</i> Renaud-Mornant, 1989 [Villora Moreno & De Zio Grimaldi, 1996] 251	SM
<i>Florarctus cinctus</i> Renaud-Mornant, 1976 [Villora Moreno & De Zio Grimaldi, 1996] 250	SM
<i>Florarctus hulingsi</i> Renaud-Mornant, 1976 [Villora Moreno & De Zio Grimaldi, 1996] 250, 251	SM
<i>Florarctus stellatus</i> Renaud-Mornant, 1989 [Villora Moreno & De Zio Grimaldi, 1996] 250	SM
<i>Halechiniscus</i> Richters, 1908	
<i>Halechiniscus chafarinensis</i> Grimaldi & Villora Moreno, 1996 [De Zio Grimaldi & Villora Moreno, 1996] 250	SM
<i>Halechiniscus greveni</i> Renaud-Mornant & Deroux, 1976 [Villora Moreno & De Zio Grimaldi, 1996] 252	SM
<i>Halechiniscus perfectus</i> Schulz, 1951 [Villora Moreno & De Zio Grimaldi, 1996] 252	SM
<i>Halechiniscus remanei</i> Schulz, 1951 [Villora Moreno & De Zio Grimaldi, 1996] 250	SM
<i>Styraconyx</i> Thulin, 1942	
<i>Styraconyx craticulus</i> (Pollock, 1983) [<i>Bathyechiniscus craticulus</i> Pollock, 1983] [Villora Moreno & De Zio Grimaldi, 1996] 250	SM
Stygartidae Schulz, 1951	
<i>Stygartus</i> Schulz, 1951	
<i>Stygartus bradypus</i> Schulz, 1951 [Villora Moreno & De Zio Grimaldi, 1996] 251	SM
ECHINISCOIDEA Marcus, 1927	
Echiniscidae Thulin, 1928	
<i>Bryodelphax</i> Thulin, 1928	
<i>Bryodelphax mateusi</i> (Fontoura, 1982) [<i>Echiniscus (Bryodelphax) mateusi</i> Fontoura, 1982] [Fontoura, 1982] 107	M
<i>Bryodelphax parvulus</i> Thulin, 1928 [<i>Echiniscus (Bryodelphax) parvulus</i> Thulin, 1928; <i>Echiniscus intermedius</i> Murray, 1910; Thulin, 1911] [Da Cunha, 1941] 8, 9, 10, 11, 28, 146, 147, 148, 149	M+L, M+L A
<i>Bryodelphax tatrensis</i> (Weglarska, 1959) [<i>Echiniscus (Bryodelphax) tatrensis</i> Weglarska, 1959] [Maucci & Durante Pasa, 1984] 12, 13	M

Tabla 5.2.1 (Continuación)

CLASE	HÁBITAT-SUSTIATO
ORDEN	
FAMILIA	
GÉNERO	
ESPECIE [SINONIMIA] [PRIMERA CITA]	
LOCALIDAD	
<i>Cornechiniscus</i> Maucci & Ramazzotti, 1981	
<i>Cornechiniscus lobatus</i> (Ramazzotti, 1943b) [<i>Pseudechiniscus cornutus</i> forma <i>lobata</i> Ramazzotti, 1943b; <i>Pseudechiniscus cornutus lobatus</i> Ramazzotti, 1962 y 1972; <i>Pesudechiniscus cornutus</i> Mihelcic, 1966; Dastyh, 1972 (no Richters, 1906)] [Maucci & Durante Pasa, 1984]	
14	ME
<i>Cornechiniscus subcornutus</i> Maucci & Ramazzotti, 1981 [Maucci & Ramazzotti, 1981]	
15	ME
<i>Echiniscus</i> Schultze, 1840	
<i>Echiniscus bisculptus</i> Maucci, 1983 [Maucci & Durante Pasa, 1985]	
165	M+L
<i>Echiniscus bisetosus</i> Heinis, 1908 [Maucci & Durante Pasa, 1984]	
18, 19, 158, 159	M+L
<i>Echiniscus blumi</i> Richters, 1903 [<i>Echiniscus ramazzotti</i> Binda & Pilato, 1969; <i>Echiniscus punctulatus</i> Mihelcic, 1955; <i>Echiniscus bellus</i> Mihelcic, 1955] [Da Cunha, 1941]	
20, 65, 137	MA, M+L
<i>Echiniscus canadensis</i> Murray, 1910 [<i>Echiniscus punctulatus</i> Mihelcic, 1955; <i>Echiniscus bellus</i> Mihelcic 1967; <i>Echiniscus (Echiniscus) canadensis</i> Marcus, 1936] [Da Cunha, 1941]	
18, 19, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 43, 65, 94, 119, 139, 158, 159, 161, 162, 163, 164	L, MR, M+L, M+L R
<i>chiniscus granulatus</i> (Doyère, 1840) [<i>Emydium granulatum</i> + <i>granulosum</i> Doyère, 1840; <i>Echiniscus crassus</i> Richters <i>et al.</i> , 1904; <i>Echiniscus abanti</i> , Maucci, 1972; <i>Echiniscus fortis</i> Bartos. 1935] [Rodríguez Roda, 1946]	
8, 12, 13, 23, 28, 29, 30, 31, 33, 34, 35, 107, 108, 160	M, ME, MR, M+L
<i>Echiniscus lichenorum</i> Maucci, 1983 [Maucci, 1983]	
122, 166	LA, LE, M+L
<i>Echiniscus mediantus</i> Marcus, 1930 [Rodríguez Roda, 1949]	
23, 25, 37, 38, 139, 158, 163b, 167	M+L, M+L R
<i>Echiniscus merokensis</i> Richters, 1904 [<i>Echiniscus iharosi</i> Rudescu, 1964] [Da Cunha, 1944 a]	
11, 19, 25, 29, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 107, 113, 139, 141, 168, 169, 170, 171, 172, 173, 174, 175,	M+L+HepA, M+L+Hep R, M+L, M+L A
<i>Echiniscus multispinosus</i> Da Cunha, 1944 [Da Cunha, 1944 b]	
40, 114, 157	M+L+HepA, M+L+Hep R, NA
<i>Echiniscus oihonnae</i> Richters, 1903 [Da Cunha, 1944 a]	
9, 40, 46, 47, 112, 114, 151	L, LA, M+L, M+L A
<i>Echiniscus quadrispinosus</i> Richters, 1902 [<i>Echiniscus scrofa</i> Richters, 1902; <i>Echiniscus (Echiniscus) quadrispinosus</i> Marcus, 1936] [Heinis, 1908; Da Cunha, 1941]	
17, 48, 49, 50, 124, 151, 175	L, M, M+L
<i>Echiniscus scabrospinosus</i> Fontoura, 1982 [Fontoura, 1982]	
107	M
<i>Echiniscus sinuloides</i> Murray, 1907 [Maucci & Durante Pasa, 1984]	
51	M
<i>Echiniscus spinulosus</i> (Doyère, 1840) [Maucci & Durante Pasa, 1984]	
9, 35, 52, 146	M+L
<i>Echiniscus testudo</i> (Doyère, 1840) [<i>Emydium testudo</i> Doyère, 1840; <i>Echiniscus bellermanni</i> Schultze, 1840; <i>Echiniscus inermis</i> Richters, 1902; <i>Echiniscus trifilis</i> Rahm, 1921; <i>Echiniscus filamentosus mongoliense</i> Iharos, 1973 (no <i>E. filamentosus</i> Plate, 1888)] [Rodríguez Roda, 1949]	
14, 35, 52, 53, 55, 56, 58, 59	MR, M+L, M+, R

Tabla 5.2.1 (Continuación)

CLASE	HÁBITAT-SUSTRATO
ORDEN	
FAMILIA	
GÉNERO	
ESPECIE [SINONIMIA] [PRIMERA CITA]	
LOCALIDAD	
<i>Echiniscus trisetosus</i> Cuénot, 1932 [<i>Echiniscus granulatus</i> Murray, 1905 (no <i>Echiniscus granulatus</i> Doyère); <i>Echiniscus granulatus</i> Murray, 1929] [Rodríguez Roda, 1946]	
8, 18, 20, 21, 23, 25, 26, 30, 39, 45, 60, 61, 62, 63, 64, 66, 164, 176, 177, 179	H, L, M, MA, ME, MR, M+L, M+L R
<i>Hypechiniscus</i> Thulin, 1928	
<i>Hypechiniscus gladiator</i> (Murray, 1905) [<i>Echiniscus gladiator</i> Murray, 1905; <i>Echiniscus (Hypsibius) gladiator</i> Marcus, 1929; <i>Parechiniscus unispinosus</i> Da Cunha, 1947b] [Maucci & Durante Pasa, 1984]	
39, 66	A
<i>Parechiniscus</i> Cuénot, 1926	
<i>Parechiniscus chitonides</i> Cuénot, 1926 [Rodríguez Roda, 1946]	
8, 72	M, MR
<i>Parechiniscus unispinosus</i> Da Cunha, 1947b [Da Cunha, 1947 b]	
39, 66	M+L, M+L E
<i>Pseudechiniscus</i> Cuénot, 1926	
<i>Pseudechiniscus clavatus</i> Mihelcic, 1955 [Mihelcic, 1955]	
65	MA
<i>Pseudechiniscus facettalis</i> (Petersen, 1951) [<i>Pseudechiniscus suillus</i> forma <i>facettalis</i> Petersen, 1951; <i>Pseudechiniscus pseudocoronifer</i> forma <i>facettalis</i> Maucci, 1954; <i>Pseudechiniscus suillus facettalis</i> Ramazzotti, 1962 y 1972] [Maucci & Durante Pasa, 1984]	
29, 67, 68, 69, 120b, 237	MA, MR, M+L
<i>Pseudechiniscus insolitus</i> Maucci, 1988 [Maucci, 1991]	
13	M
<i>Pseudechiniscus pseudocoronifer</i> Ramazzotti, 1943 a [Maucci & Durante Pasa, 1984]	
70	MA
<i>Pseudechiniscus suillus</i> (Ehrenberg, 1853) [<i>Echiniscus suillus</i> Ehrenberg, 1853; <i>Echiniscus mutabilis</i> Murray, 1905; <i>Echiniscus arctomys</i> Auct. (no Ehrenberg) 1902-1910] [Da Cunha, 1941]	
9, 11, 12, 20, 25, 31, 40, 46, 47, 51, 66, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 107, 112, 113, 114, 139, 140, 141, 148, 150, 151, 152, 153, 158, 162, 164, 180, 217	L, LA, M, MR, M+L, M+L A, M+L R
<i>Testechiniscus</i> Kristensen, 1987	
<i>Testechiniscus spinuloides</i> (Murray, 1907) [<i>Echiniscus spinuloides</i> Murray, 1907] [Maucci & Durante Pasa, 1984]	
51	M
Echiniscoididae Kristensen & Hallas, 1980	
<i>Echiniscoides</i> Plate, 1889	
<i>Echiniscoides sigismundi hispaniensis</i> Kristensen & Hallas, 1980 [Kristensen & Hallas, 1980]	
6, 250, 251	CirrM, SM
<i>Echiniscoides sigismundi mediterraneus</i> Kristensen & Hallas, 1980 [Kristensen & Hallas, 1980]	
7	AM, LM

Tabla 5.2.2: Lista de localidades de la Península Ibérica, islas Baleares e islas Chafarinas donde se han encontrado tardígrados. N° Loc = número asignado a cada localidad, Localidades = nombre de las localidades, N° registros = número de registros de cada localidad en la base de datos, N° spp = número de especies encontradas en cada localidad, H-S = hábitat y sustrato, UTM = coordenadas UTM, L = líquen, M = musgo, A = arborícola, F = fanerógamas, R = roca, H = hojarasca, E = edáfico, Ac = acuático, Ch = charca, Es = estanque, SM = sedimento marino, Hep = hepática, Al = alga, Tur = turbera, I = Intersticial.

PAIS						
COMUNIDAD AUTÓNOMA (ESPAÑA) / REGIÓN (PORTUGAL)						
PROVINCIA (ESPAÑA) / DISTRITO (PORTUGAL)						
	N°Loc	Localidades	N°registros	N°Spp	Tipos H-S	UTM
ANDORRA	29	Andorra	13	11	M	31TCH
ESPAÑA						
Andalucía						
	69	Venta de Roja* 1	2	2		
Granada	35	El Zegrí	4	4		30SVG4542
	118	Loja	2	2		30SUG9714
Huelva	61	Santa Olalla	6	6		29SQA24
Jaén	22	Despeñaperros	1	1		30SVH55
	68	Santa Elena	1	1		30SVH5243
Málaga	70	Gaucín	3	3	MA	30STF95
	52	Atajate	2	2		30STF9957
Sevilla	105	El Ronquillo	2	2		29SQB47
Aragón						
Huesca	31	Biescas (entre Sarvisé y Fiscal)				30TYN1923
			5	5		
	59	Binéfar	1	1		31TBG7537
	51	Broto	5	5	M, MR	30TYN32
	246	Carretera entre Sarvisé y Fiscal				30TYN31
			1	1		
	111	Fiscal	2	2		30TYN3609
	15	Huesca	1	1	ME	30TYM1468
	48	Jaca	2	2	M+L, L	30TYN01
	74	Linas de Broto	2	2		30TYN32
	12	Paso Foradada	3	3		31TBG8268
	14	Perañilla	2	2	ME	30TYM4660
	75	Sarvisé	1	1		30TYN3618
	71	Selva de Oza	4	4	LE, M+L A	30TXN84
	67	Valle de Ordesa	10	9	M, MA, MR	30TYN32
Zaragoza	101	El Frasno	2	2		30TXL2586
Cantabria						
Cantabria	77	Peña Vieja	3	3		30TUN61
	65	Santander	8	7	MA, MR	30TVP31
	253	Sumidero del Calderón (Venta Fresnedo, Sierra de la Collada)				30T0378440-4792244
			1	1		
Castilla La Mancha						
Ciudad Real	129	Ciudad Real	1	1	M+L	30SVJ1915
	145	Alcázar de San Juan	1	1	MR	30SVJ8260
	21	Almuradiel	3	3	M	30SVH5663
	144	Pedro Muñoz	1	1	LA	30SWJ0461
Toledo	53	Cerca de la estación de tren de Toledo				30SVK1212
			2	2	MR	
Castilla León						
Ávila	63	Arévalo	3	3	H, ME	30TUL5547
	30	Ávila	9	4	H, MA, ME, MR	30TUL5602
Salamanca	45	Fuentes de Oñoro	5	5	MR	29TPE8596
	131	La Orbada	2	2		30TTL9153
	104	Sancti Spiritus	5	4	MA	29TQF2002
	34	Aldehuela de la Bóveda				29TQF42
			1	1		
	33	San Román	1	1		29TQF53
Valladolid	130	La Pedraja del Portillo	1	1		30TUL6292
Cataluña						
Barcelona	1	Arenys del Mar	1	1	SM	31TDG60

Tabla 5.2.2 (Continuación)

PAIS						
COMUNIDAD AUTÓNOMA (ESPAÑA) / REGIÓN (PORTUGAL)						
PROVINCIA (ESPAÑA) / DISTRITO (PORTUGAL)						
	NºLoc	Localidades	Nºregistros	NºSpp	Tipos H-S	UTM
Gerona	93	Barcelona	1	1	Es	31TDF28
	126	Calaf	1	3		31TCG72
	241	Las Planas	3	3	M	31TDG28
	80	Río Tenes (Bigas)	1	1		31TDG31
	95	San Lorenzo de Munt (Tarrasa)				31TDG1909
			4	4	M	
	244	Santa Fe del Montseny	2	2	M	31TDG52
	97	Tibidabo	6	5	L, M+L, M	31TDF28
	124	Vallgorguina - Sant Celoni				31TDG5910
			4	4	M	
	4	Cala de Trons (entre Lloret de Mar y Tossa)				31TDG91
			2	2	SM	
	143	Caldas de Mala Vella	1	1	M+L	31TDG83
	110	Camprodón	1	1		31TDG4785
	109	Circo de Engors	3	3	M, Mturb	31TCH00
	81	Engars	1	1	Mes	31TCH00
	127	Falgars d'en Bas	1	1	M	31TDG5359
	134	Malniu ("Estany de Malniu")				31TCH00
			2	2	FR, M+L	
	132	Massanas	2	1	MA	31TDG7124
	83	Minyons	1	2	Fuente	31TCH00
Lérida	100	Molló	2	2		31TDG58
	243	Santa Cristina d'Aro	2	2	M	31TEG02
	90	La Font Grassa (Parque Nacional Aigües Tortes)				31TCH42
			2	2	MR	
	82	Lago de Ibars de Noguera	2	1	AEs	31TBG9936
	136	Lago de San Mauricio (Parque Nacional Aigües Tortes)				31TCH42
			1	1	LR	
	98	Lleida	1	1	M+L	31TCH33
	55	Organyá	4	4		31TCG67
	50	Port del Compte-Solsona	7	6	M	31TCG75
Tarragona	73	Río Noguera de Tor (entre Bohí y Erill la Val)				31TCH21
			3	2	LA, M+L, M+L A	
	89	Valle de Subenuix (Parque Nacional Aigües Tortes)				31TCH42
			3	2	MR, M+L R	
	249	Cala Romana	2	2	SM	31TCF55
	242	Cambrils	2	2	M	31TCF34
	7	Tarragona	1	1	SM	31TCF55
Ciudad Autónoma de Melilla						
Melilla	252	Isla Congreso; Islas Chafarinas (Mar Alborán)				
			6	6	SM	
	250	Isla Isabel II; Islas Chafarinas (Mar Alborán)				
			8	8	SM	
Comunidad de Madrid	251	Isla Rey Francisco; Islas Chafarinas (Mar Alborán)				
			5	5	SM	
	60	Carretera entre Puerto de Navacerrada y Puerto de Cotos				30TVL1310
			3	3	F+M+L R, MR	
	64	Casa de Campo	12	5	H, Hierba, MA, ME	30TVK37
	108	El Pardo	5	4	H, ME	30TVK3486
	96	Real Jardín Botánico	3	3	H, MR	30TVK3380
	84	Peñalara (Sierra de Guadarrama)				30TVL1310
			4	4	MAc	
	91b	Presa del Villar (cerca de Manjirón)				30TVL5233
			1	1	S	

Tabla 5.2.2 (Continuación)

PAIS						
COMUNIDAD AUTÓNOMA (ESPAÑA) / REGIÓN (PORTUGAL)						
PROVINCIA (ESPAÑA) / DISTRITO (PORTUGAL)						
	NºLoc	Localidades	Nºregistros	NºSpp	Tipos H-S	UTM
	54	Puerto de Cotos (Sierra de Guadarrama)				30TVL1110
			1	1	M	
	23	San Lorenzo de El Escorial	1	7	MA, MR, M+L R	30TVK0798
	254	Río Jarama (Patones)	1	1	ISR	30TVL523
	255	Puerto de Canencia	1	1	LR, H	30T043504-4524770
	256	Acebeda	1	1	H	30T043504-4524770
	257	Estación Biológica de "El Ventorrillo"	1	1	MR	30T0414036-4512512
	258	Quijorna/Navalagamella	1	1	Alga de una fuente	30TVK105/30TVK080
	99	Villalba	4	3	H, MA, MR	30TVK11
Comunidad Valenciana						
Alicante	2	Altea	1	1	AM	31SYH5'
Valencia	56	Corbera	1	1	M+L	30SYJ287
	247	El Saler	1	1	SM	30SYJ27
	248	Mareny de San Lorenzo	1	1	SM	30SYJ34
	91a	Onteniente	2	1	Es	30SY070
	58	Sueca	3	2	M+L R, S	30SYJ332
Extremadura						
Badajoz	37	Monesterio	2	2		29SQC3
Galicia						
La Coruña	6	La Coruña	1	1	CirrM	29TNJ484
Islas Baleares						
Mallorca	3	Puerto de la Pollensa	1	1	AM	31SEE01
La Rioja						
La Rioja	76	Sierra de la Demya	2	2		30TVM0
Navarra						
Navarra	239	Refugio de montaña Igaratza (Sierra de Aralar)				30TWN8
			5	3	MR	
	185	Cueva Aparein (entrada; Sierra de Aralar)	1	1	MR	30TWN8
	191	Cueva de Basolo (entrada; Sierra de Aralar)	1	1	MA	30TWN8
	72	Cueva Putxerri (entrada; Sierra de Aralar)	9	4	LA, MR	30TWN8
	8	Entre Igaratza refuge y río Unaga (Sierra de Aralar)	5	4	M, MR	30TWN8
	156	Monte Kilixketa (Sierra de Aralar)	1	1	M	30TWN8
Navarra/País Vasco						
Navarra/Guipúzcoa	28	Sierra de Aralar	5	4	M, MR, M+L	30TWN8
Principado de Asturias						
Asturias	13	Peña Santa (cerca refugio de montaña Vegarredonda)				30TUN61
			11	10	M	
PORTUGAL						
Algarve						
Faro	122	Almansil	6	5	LA, M+L	29SNB91
	228	Besanfim	3	3	M+L	29SNB21
	166	Maria Vinagre	4	3	LE, M+L	29SNB24
	94	Monchique	16	8	L, LA, M+L+Hep, M+L, M+L A, M+L R	29SNB33
	120	Vila Real de Santo Antonio	8	4	M+L	29SPB42

Tabla 5.2.2 (Continuación)

PAIS								
COMUNIDAD AUTÓNOMA (ESPAÑA) / REGIÓN (PORTUGAL)								
PROVINCIA (ESPAÑA) / DISTRITO (PORTUGAL)								
	NºLoc	Localidades	Nºregistros	NºSpp	Tipos H-S	UTM		
Alto Alentejo	167	Conv. de Barra*1	4	3	M+L			
	Evora	200	Brotas	4	3	M+L	29SND70	
	210	Ciborro	2	2	M+L	29SNC70		
	179	Extremos	6	5	M+L	29SPD20		
	163	Evora	7	7	M+L	29SNC96		
	163b	Evora Monte	4	4	M+L	29SNC96		
	232	Lavre	2	2	M+L	29SNC59		
	148	Montemor	7	7	M+L	29SNC67		
	186	Portel	5	5	M+L	29SPC14		
	158	Redondo	9	9	M+L	29SPC27		
	162	S. Manços	3	3	M+L	29SPC16		
	220	Vimieiro	2	2	M+L	29SNC09		
Portoalegre	119	Alpalhao	4	4	M+L	29SPD16		
	161	Arez	4	4	M+L	29SPD06		
	62	Arronches	4	3	M, M+L	29SPD43		
	201	Crato	3	3	M+L	29SPD14		
	123	Elvas	2	2	M+L	29SPD50		
	231	Fronteira	3	3	M+L	29SPD12		
	164	Monforte	7	6	M+L	29SPD32		
	227	Montargil	2	2	M+L	29SND62		
	43	Niza	20	12	LA, LR, M+L+Hep, M,M+L, M+L A, M+L R	29SPD17		
					M, M+L			
	42	Portalegre	7	5		29SPD35		
	24	San Vicente (cerca de Elvas)	5			29SPD50		
			5	4	M			
	221	Vale do Peso	5	5	MA, M+L	29SPD26		
Baixo Alentejo	Beja	203	Almódavar	2	2	M+L	29SNB85	
		149	Alvito	4	3	M+L	29SNC84	
		233	Ferreira do Alentejo	2	2	M+L	29SNC81	
		187	Mértola	2	2	M+L	29SPB27	
		175	Odemira	9	9	M+L	29SNB36	
		236	Vila Alva	2	2	M+L	29SNC93	
		234	Vila Ruiva	3	3	M+L	29SNC93	
Beira Alta	Guarda	26	Arrifana	7	5	M, M+L	29TPE18	
		198	Celorico	4	4	M+L	29TPE39	
		25	Guarda	17	10	M, M+L,M+L A, M+L R	29TPE48	
		44	Pinzio	8	7	M+L	29TPE60	
		27	S. Gíao	9	5	LA, M+Lhep, M+L, M+L A, M+L R	29TPE16	
		47	Vilar Formoso	3	3	M+L	29TPE89	
	Viseu		155	Castro Daire	4	4	M+L	29TNF82
			217	Fail	3	3	M+L	29TNE89
			208	Fornos de Algodres	3	3	M+L	29SPE20
			209	Lordosa	2	2	M+L	29SNF92
		141	Santa Comba Dao	7	7	M+L	29TNE77	
		139	Serra do Caramulo	14	14	M+L	29TNE79	
		174	Tondela	2	8	M+L	29TNE78	
		40	Viseu	22	13	LA, LR,M+L+Hep A MA, M+L, M+L A y R	29TNF90	
	140	Vouzela	7	6	M+L	29TNF70		
Beira Baixa								

Tabla 5.2.2 (Continuación)

PAIS						
COMUNIDAD AUTÓNOMA (ESPAÑA) / REGIÓN (PORTUGAL)						
PROVINCIA (ESPAÑA) / DISTRITO (PORTUGAL)						
	NºLoc	Localidades	Nºregistros	NºSpp	Tipos H-S	UTM
Castelo Branco	18	Castelo Branco	10	8	M+L	29TPE20
	38	Covilha	4	3	M+L	29TPE25
	85	Fundao	2	2	M+L	29TPE24
	66	Pehnas de Saúde (Serra da Estrela)	8	8	MR, M+L	29TPE26
	135	Queijeiros (Serra da Estrela)	1	1	M	29TPE26
	19	Alpedrinha	10	7	M, M+L	29TPE42
Beira Litoral						
Aveiro	190	S. Jacinto	2	2	M	29TNF30
	146	Santa Luzia	4	4	M+L	29TNE46
Coimbra	117	Museu Zoológico da Coimbra (Aquarium)	1	1		29TNE55
	46	Cabril do Ceira (cerca de Coimbra)	11	6	M+L	29TNE54
	9	Coimbra	20	11	LA, M+L+Hep, M+L+Hep R, MAc, M+L, M+L A y R	29TNE45
	116	Jardim Botanico do Coimbra	1	1	Es	29TNE45
	10	Mealhada	9	4	LA, LR, M	29TNE46
	78	Penela (Serra do Carvahal)	9	5	M+L, M+L A y R	29TNE53
	106	Senhora da Piedade (Serra da Lousa)	4	2	LA, MR, M+L	29TNE64
	107	Serra do Buçaco	11	11	M	29TNE66
	49	Serra do Dianteiro (cerca de Coimbra)	2	2	M+L	29TNE45
	86	Serra do Espinal	1	1		29TNE53
	20	Serra do Estrela	12	7	M+L A y R, M+L+Hep	29TNE79
	79	Soure	7	3	LA, LR, M+L, M+L Ay R	29TNE33
Douro Litoral						
Porto	114	Amarante	36	19	L, LA, LR, M+L+Hep A y R, MA, MR, M+L, M+L Ay R	29TNF87
	212	Cyemil	2	2	M+L	29TNF86
	152	Lixa	4	4	M+L	29TNF88
	115	Penafiel	7	6	ME, M+L	29TNF56
	189	Porto	4	2	M+L+Hep A y R	29TNF35
	11	Serra do Marao	10	6	M+L+Hep A y R, M+L, M+L Ay R, M	29TNF96
	157	Vallongo	12	7	M+L+Hep A y R, M+L, M+L, M+LA y R, M	29TNF46
Estremadura						
Leiria	211	Ile Berlenga	8	4	M+L Ay R	29SMD66
	168	Leiria	3	2	M+L+Hep A y R	29SND19
	147	Pontao	4	4	M+L	29SME52
	41	Sao Pedro de Moel	2	1	M+L+Hep A y R	29SME90
	133	Serra de Sicó	2	1	M+L	29SNE42
Minho						
Braga	150	Braga	3	3	M+L	29TNF49
	112	Caldas das Taipas	10	9	MR, M+L	29TNF69
	215	Escariz	2	2	M+L	29TNG41
Viana do Castelo						
	240	Fonte da Telha (Serra d' Arga)	1	1	M	29TNG23
	113	Ponte de Lima	7	6	MR, M+L	29TNG32

Tabla 5.2.2 (Continuación)

PAIS						
COMUNIDAD AUTÓNOMA (ESPAÑA) / REGIÓN (PORTUGAL)						
PROVINCIA (ESPAÑA) / DISTRITO (PORTUGAL)						
	NºLoc	Localidades	Nºregistros	NºSpp	Tipos H-S	UTM
	39	Serra d' Arga	14	9	LA, LR, M+L+ Hep Ay R, MA, M+L, M+LA y R	29TNG23
Ribatejo						
Santarém	160	Abrantes	5	5	M+L	29SND66
	219	Alvega	3	3	M+L	29SND77
	165	Coruche	2	2	M+L	29SND41
	199	Entroncamonto	2	2	M+L	29SND46
	193	Vila Franca de Xira	5	2	M+L+Hep A y R, M+L, M+L R	29SND11
Tras os Montes e Alto Douro						
	214	Coçarelaos	2	2	M+L	
Bragaça	171	Sezulfé	4	4	M+L	29TPG70
	176	Bragaça	2	2	M+L	29TPG83
	223	Milhao	2	2	M+L	29TPG03
	205	Mirya do Douro	2	2	M+L	29TQF29
	222	Miryela	2	2	M+L	29TPF59
	224	Outeiro	2	2	M+L	29TQG01
	213	Passos	3	3	M+L	29TPF59
	225	Vinhais	2	3	M+L	29TPG63
Vila Real	207	Águas Frias	2	2	M+L	29TPG33
	151	Albergaria a Velha (Serra do Gerês)				29SNE93
			10	9	L, M	
	188	Alijó	4	2	M+L+Hep A y R	29TPF37
	138	Ansiaes	3	3	M+L	29TPF30
	196	Balsa	2	2	M+L	29TPF39
	153	Boticas	4	3	M+L	29TPG11
	169	Bouça	5	4	M+L	29TPG41
	206	Chaves	3	3	M+L	29TPG22
	194	Gerês	2	1	M+L+Hep A y R	29SNE93
	184	Gryais	3	3	M+L	29TPG40
	237	Justes	2	2	M+L	29TPF28
	154	Lamego	3	3	M+L	29TNF95
	180	Mondim de Basto	14	7	LA, LR, M+L+ Hep A y R, M+L A y R	29TNF88
	170	Murça	2	2	M+L	29TPF28
	173	Parada de Cuños	4	4	M+L	29TNF07
	177	Rebordelo	4	4	M+L	29TPG52
	216	Sabroso de Aguiar	2	2	M+L	29TPF10
	137	Sapiaes	6	6	M+L	29TPG42
	182	Sendim	4	4	M+L	29TPG54
	183	Vidago	5	5	M+L	29TPG11
	172	Vila Pouca de Aguiar	5	5	M+L	29TPF19
	120 b	Vila Real	4	4	M+L	29TPF07
	159	Vilarinho de Samarda	5	5	M+L	29TPF18
REINO UNIDO						
	245	Gibraltar	1	1		30STF80

Table 5.2.3: Resultados del análisis de correlación de Spearman. N° = número; HS = hábitats y sustratos. *p* = valor de significación del análisis, *R* = coeficiente de correlación.

Pares de variables analizadas	Todos Hábitat-Sustratos		Sólo musgos	
	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i> value	<i>R</i>
N° Especies vs N° Registros por localidad	0,00	+ 0,95	0,00	+ 0,93
N° Especies vs N° HS por localidad	0,00	+ 0,38	0,000007	+ 0,33
N° Especies vs N° Localidades por región	0,00033	+ 0,52	0,039	+ 0,37
N° Especies vs N° Registro por región	0,00	+ 0,94	0,00	+ 0,90
N° Géneros vs N° Registros por localidad	0,00	+ 0,87	0,00	+ 0,84
N° Géneros vs N° HS por localidad	0,00	+ 0,43	0,00	+ 0,40
N° Géneros vs N° Localidades por región	0,000003	+ 0,65	0,023	+ 0,40
N° Géneros vs N° Registro por región	0,00	+ 0,89	0,00	+ 0,79
N° HS vs N° Registro por especie	0,00	+ 0,81	0,00	+ 0,69
N° HS vs N° Registro por localidad	0,00	+ 0,52	0,00	+ 0,48
N° HS vs N° Localidades por región	0,000077	+ 0,57	0,0011	+ 0,55
N° Localidades vs N° HS por especie	0,00	+ 0,81	0,00	+ 0,69
N° Localidades vs N° Registros por HS	0,00	+ 0,98	0,00	+ 0,98
N° Localidades vs N° Registros por región	0,00	+ 0,90	0,00	+ 0,85
N° Registros vs N° Localidades por especie	0,00	+ 0,98	0,00	+ 0,93

Table 5.2.4: Resultados de los análisis de Kruskal-Wallis ANOVA. M = musgo; MA = musgo sobre un árbol; MR = musgo sobre una roca; MDULC = musgo dulceacuícola; ME = musgo en el suelo; ML = musgo+líquen; MLA = musgo+líquen de un árbol; MLR = musgo+líquen de una roca; MLHEPA = musgo+líquen+hepática sobre un árbol; MLHEPR = musgo+líquen+hepática sobre una roca; SM = sustrato marino; H = hojarasca. N° = número, *p* = valor de significación del estadístico.

(A) TODOS LOS HÁBITATS-SUSTRATOS		
Variables continuas	<i>p</i>	Hábitats con mayores valores para las variables continuas
N° Especies por región	0,007	ML>SM>H>M>MLA
N° Géneros por región	0,004	ML>H>MLA>M>MLR>SM>MA
N° Localidades por región	0,001	ML>H>MLA>M>MLHEPA

(B) SÓLO MUSGOS		
Variables continuas	<i>p</i>	Hábitats con mayores valores para las variables continuas
N° Especies por región	0,006	ML>MLA>M>MLR>MR>MA>ME>MLHEPR>MLHEPA
N° Géneros por región	0,006	ML>MLA>M>MLR>MA>MR>MDULC
N° Localidades por región	0,019	ML>M=MLHEPA=ME>MLA>MLHEPR>MR>MLR>MA

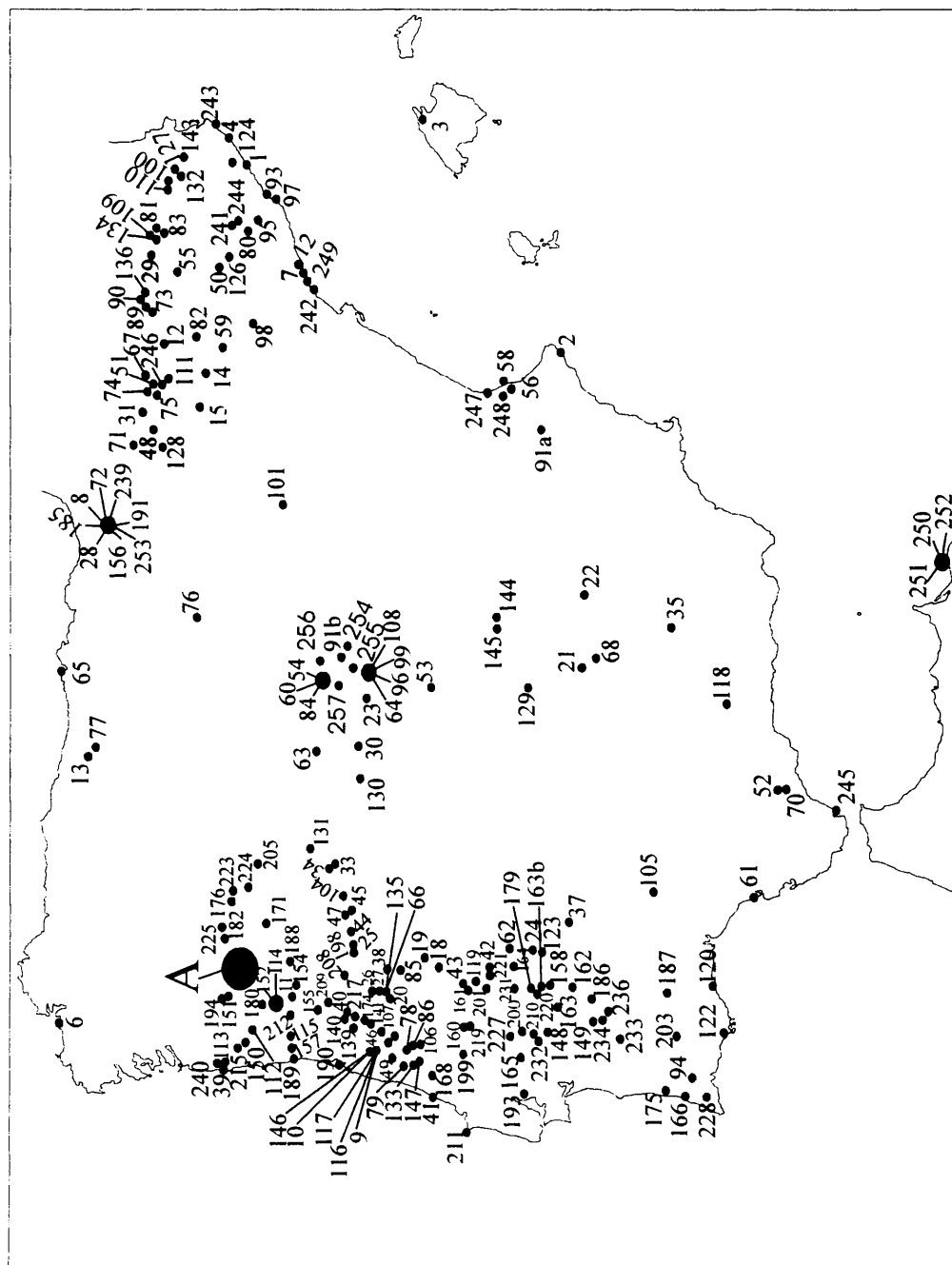


Figura 5.2.1: Localidades muestreadas en la Península Ibérica, islas Baleares e islas Chafarinas, donde se han encontrado tardígrados. El número de identificación se corresponde con las localidades de la Tabla 5.2.2. La región A incluye las localidades: 120b, 137, 138, 153, 159, 169, 170, 172, 173, 177, 183, 184, 196, 206, 207, 213, 216, 222, 237 de la Tabla mencionada.

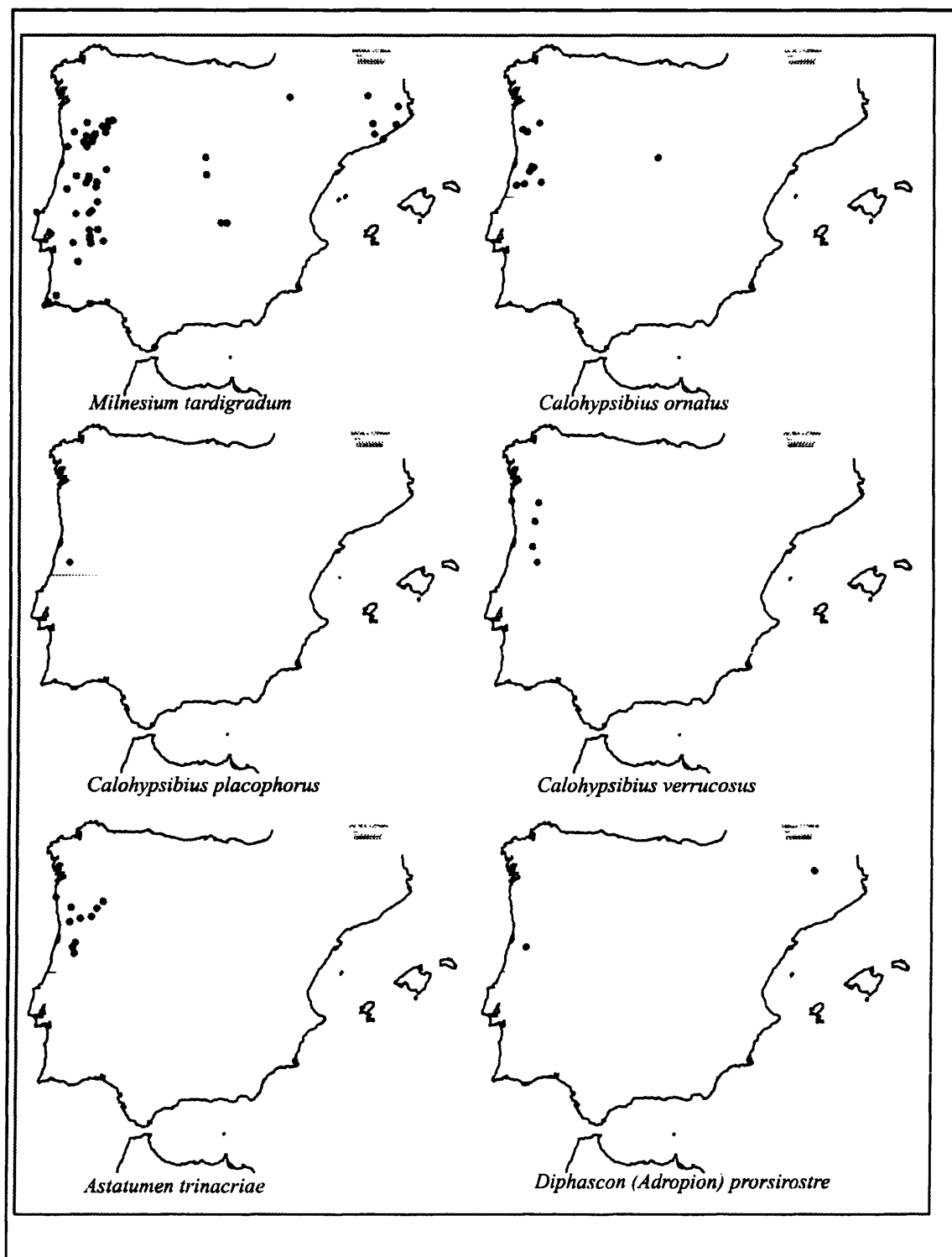


Figura 5.2.2: Mapa de distribución de cada especie citada en la Península Ibérica, islas Baleares e islas Chafarinas. Escala 1:275.000.

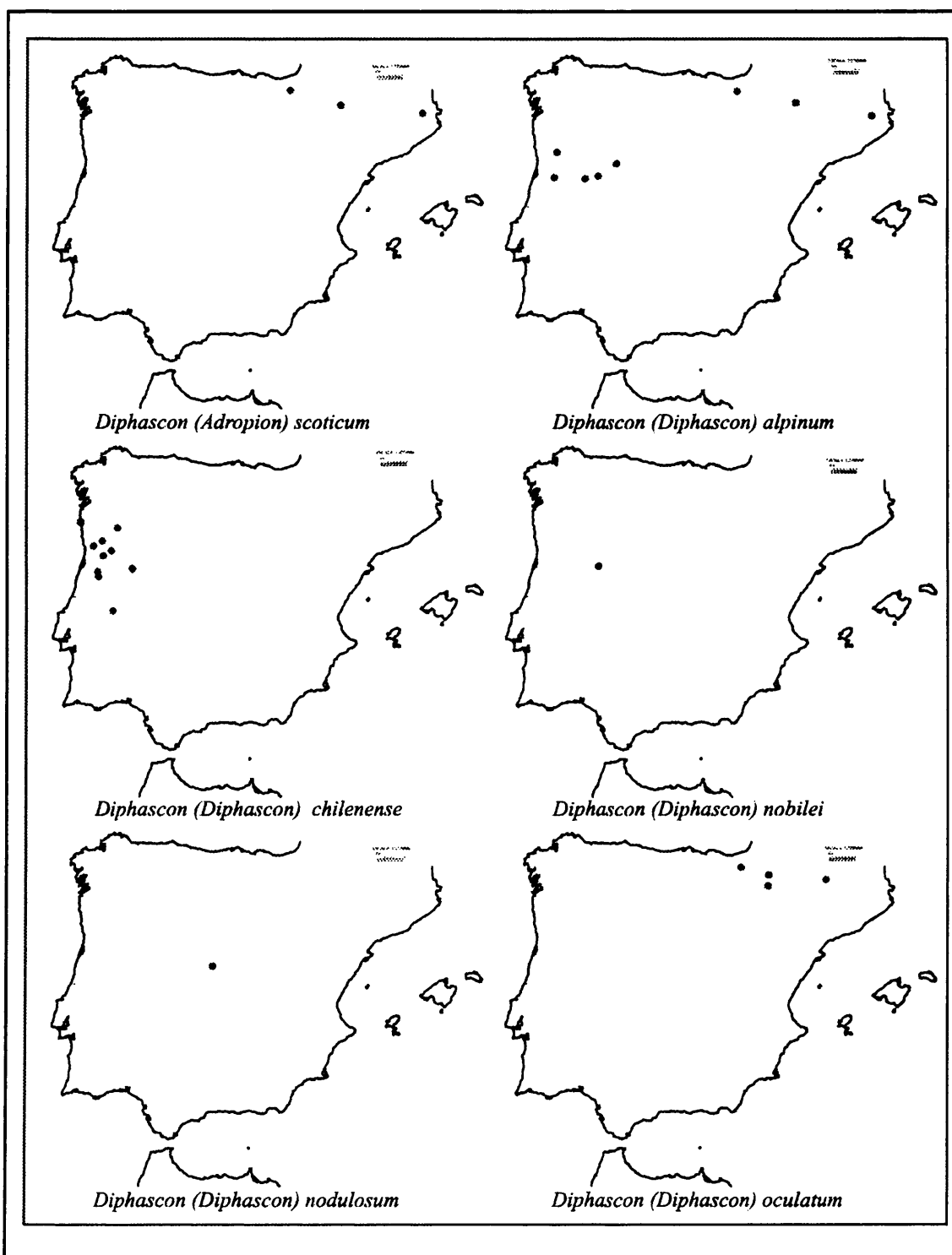


Figura 5.2.2 (Continuación)

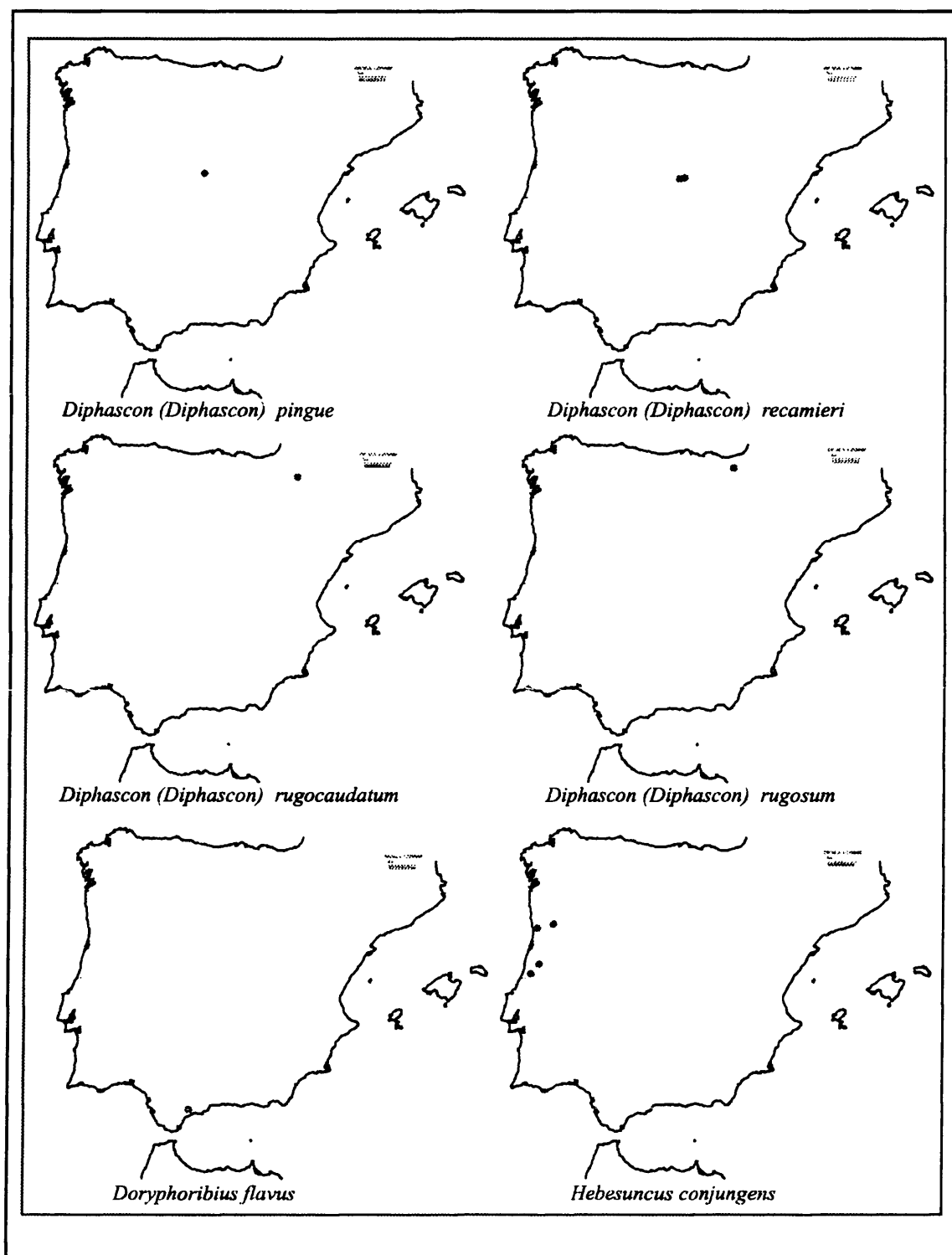


Figura 5.2.2 (Continuación)

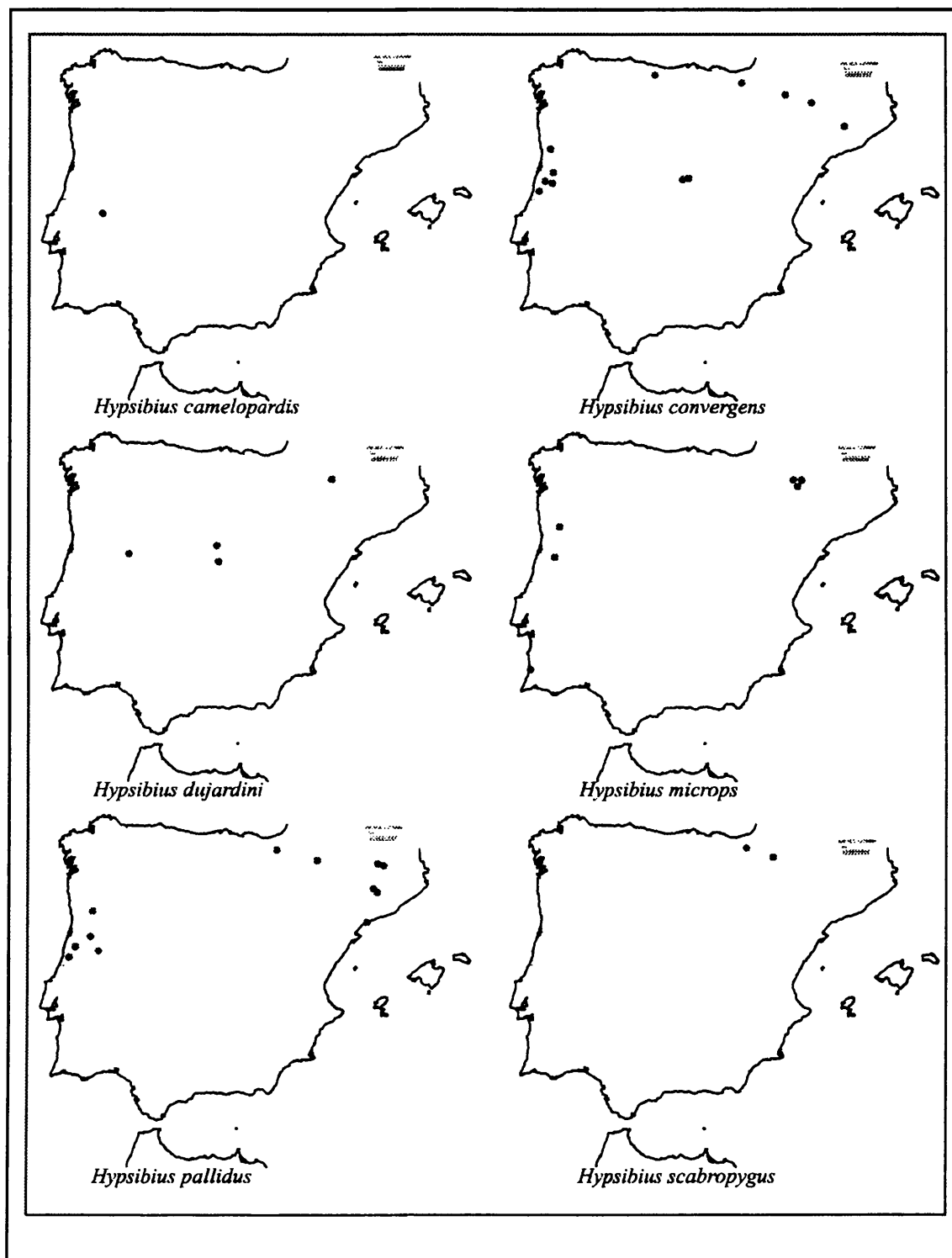


Figura 5.2.2 (Continuación)

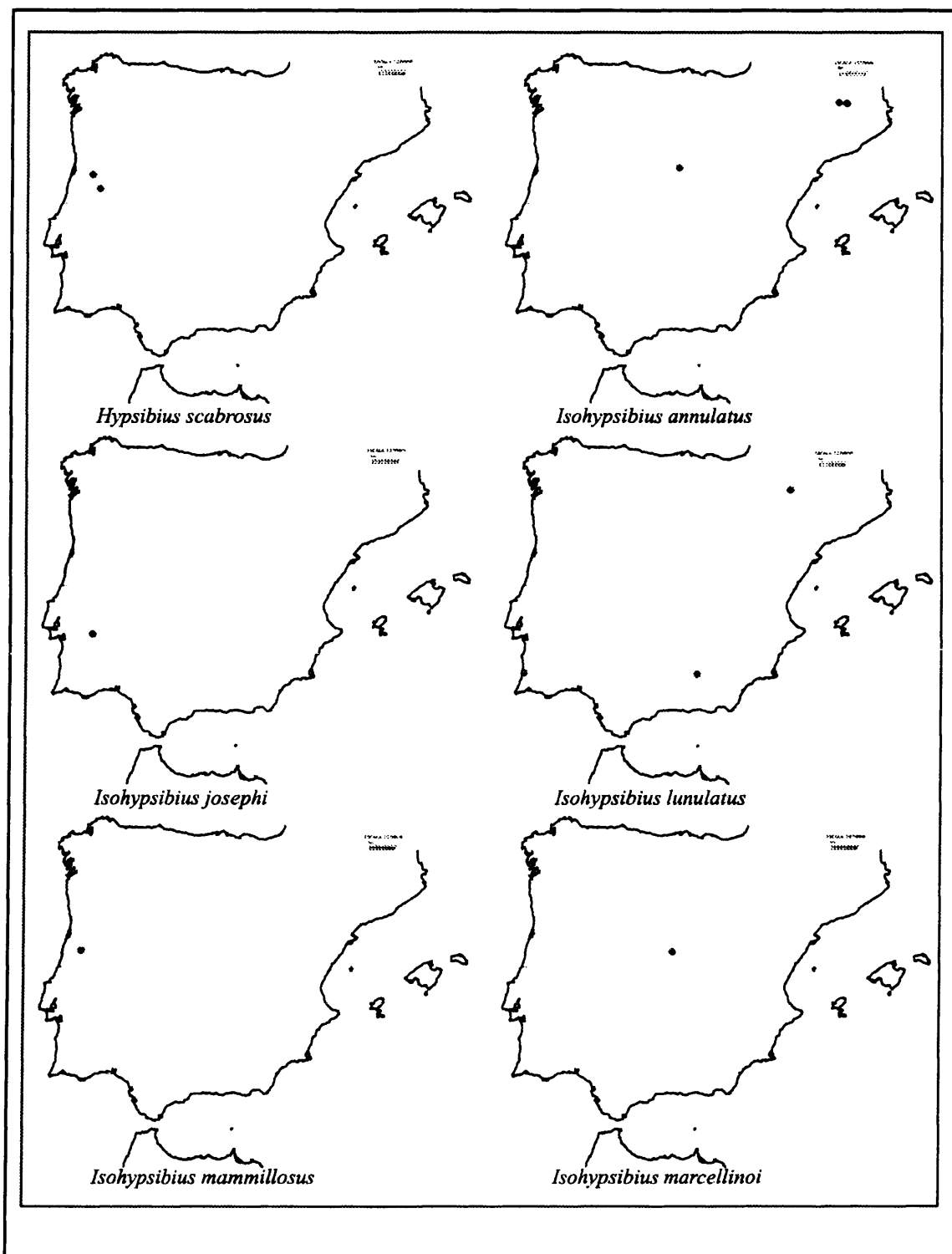


Figura 5.2.2 (Continuación)

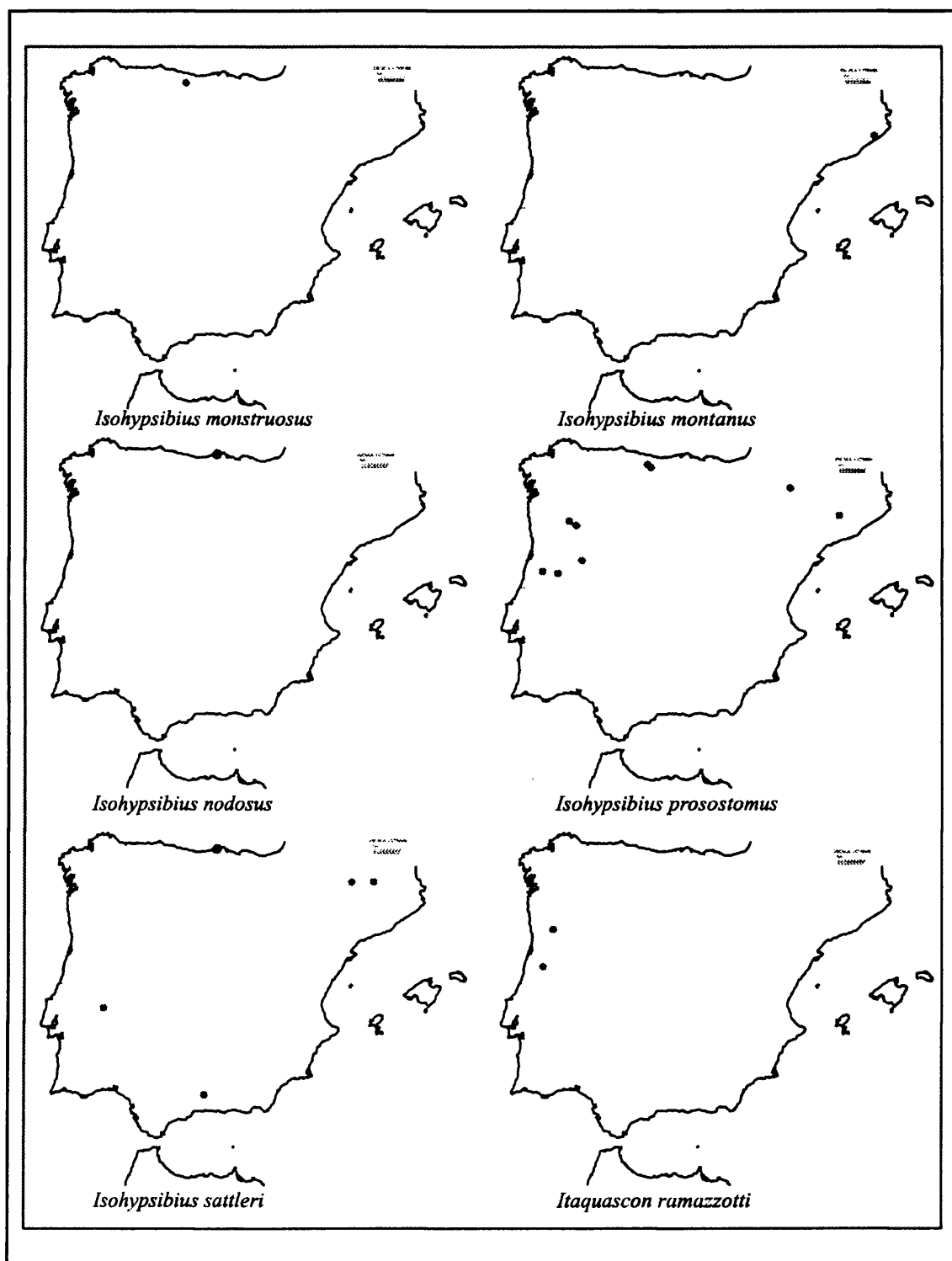


Figura 5.2.2 (Continuación)

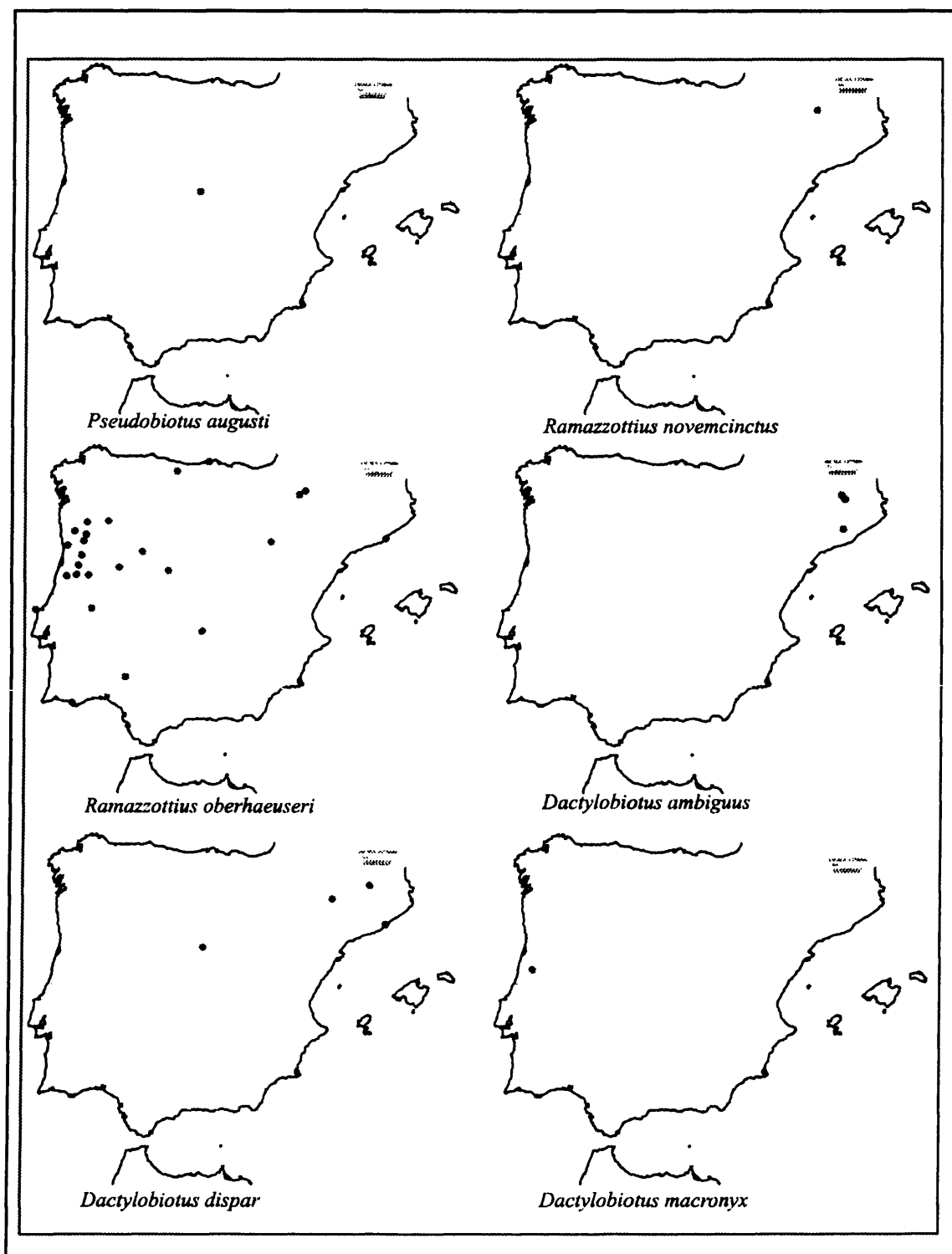


Figura 5.2.2 (Continuación)

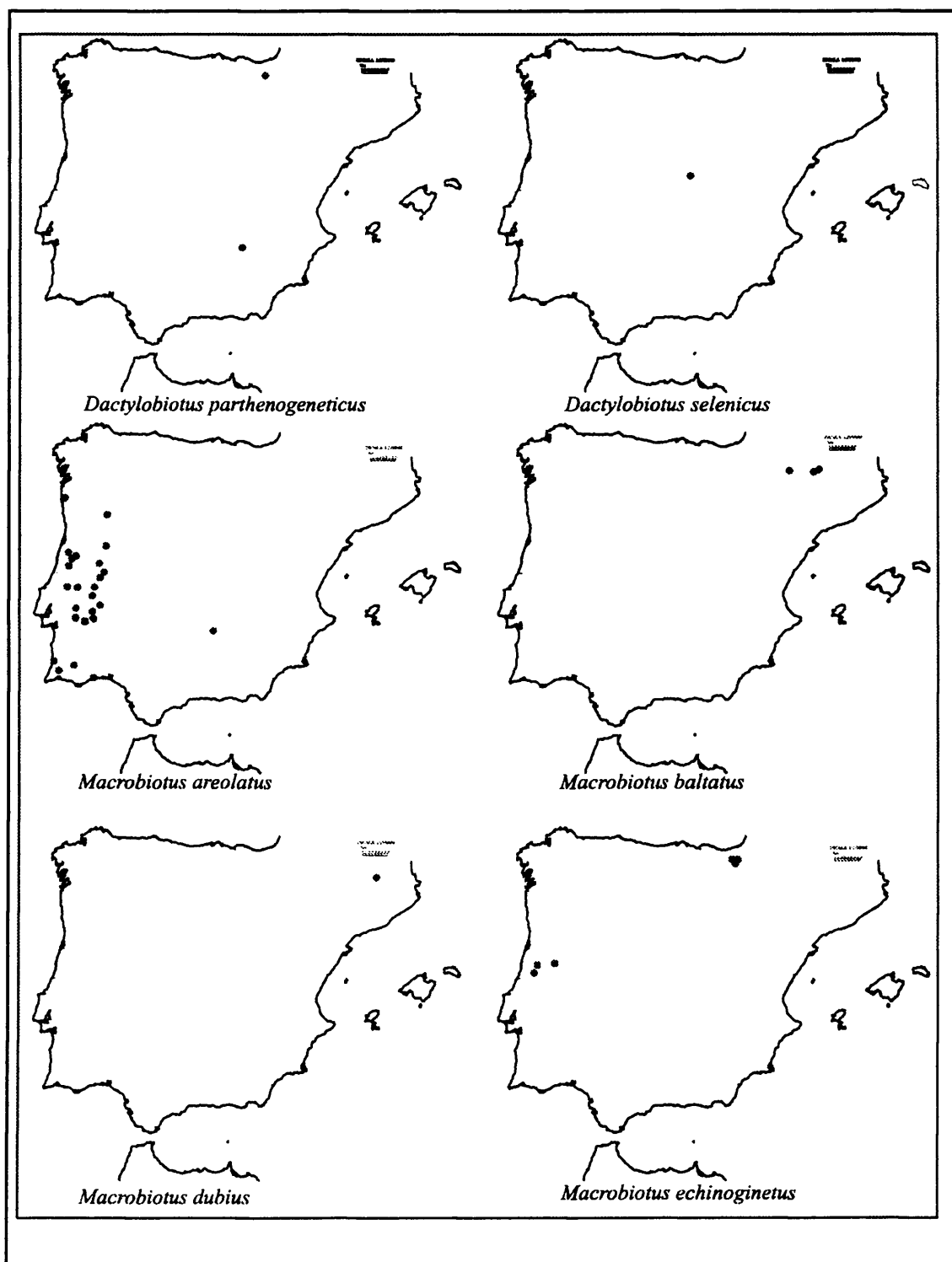


Figura 5.2.2 (Continuación)

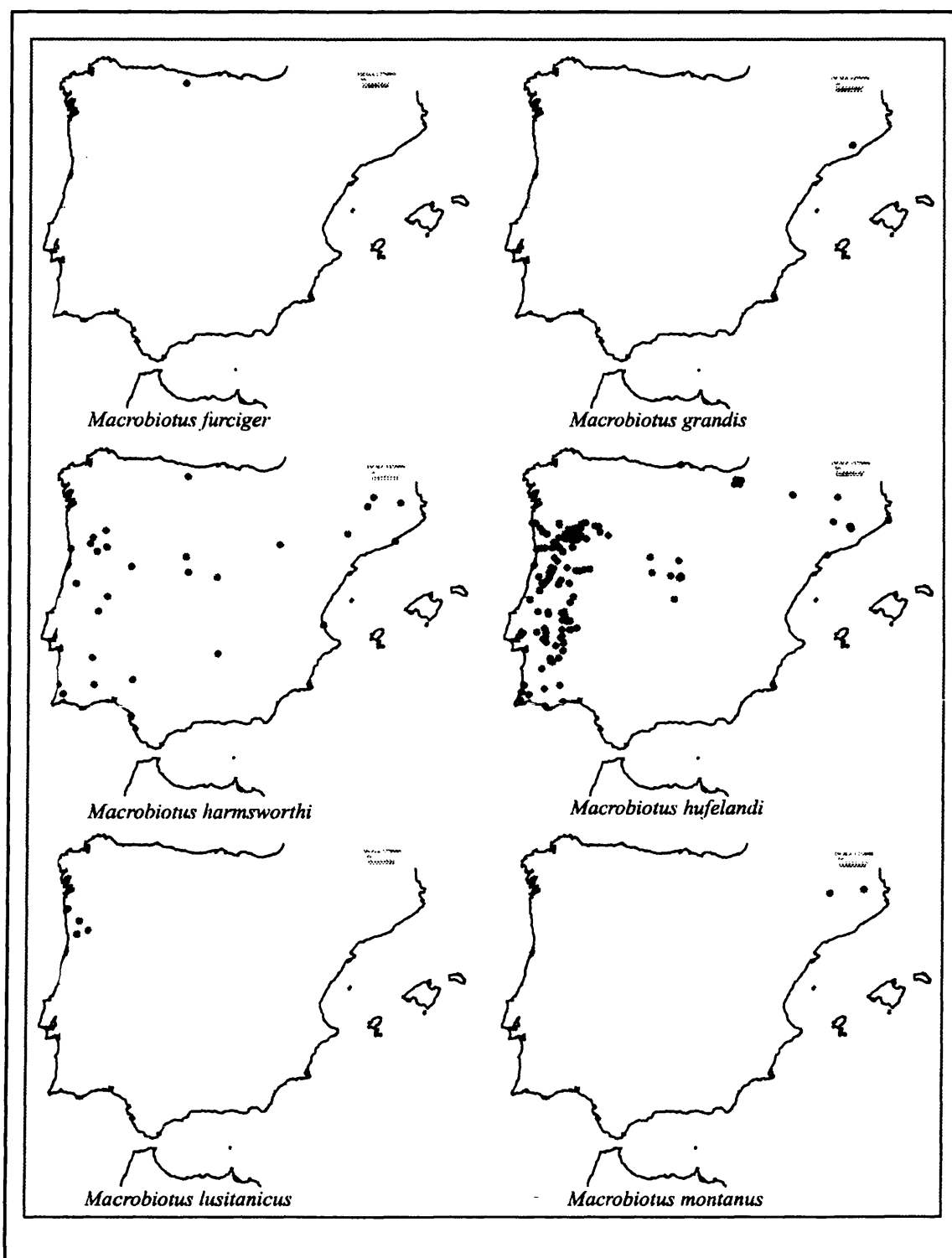


Figura 5.2.2 (Continuación)

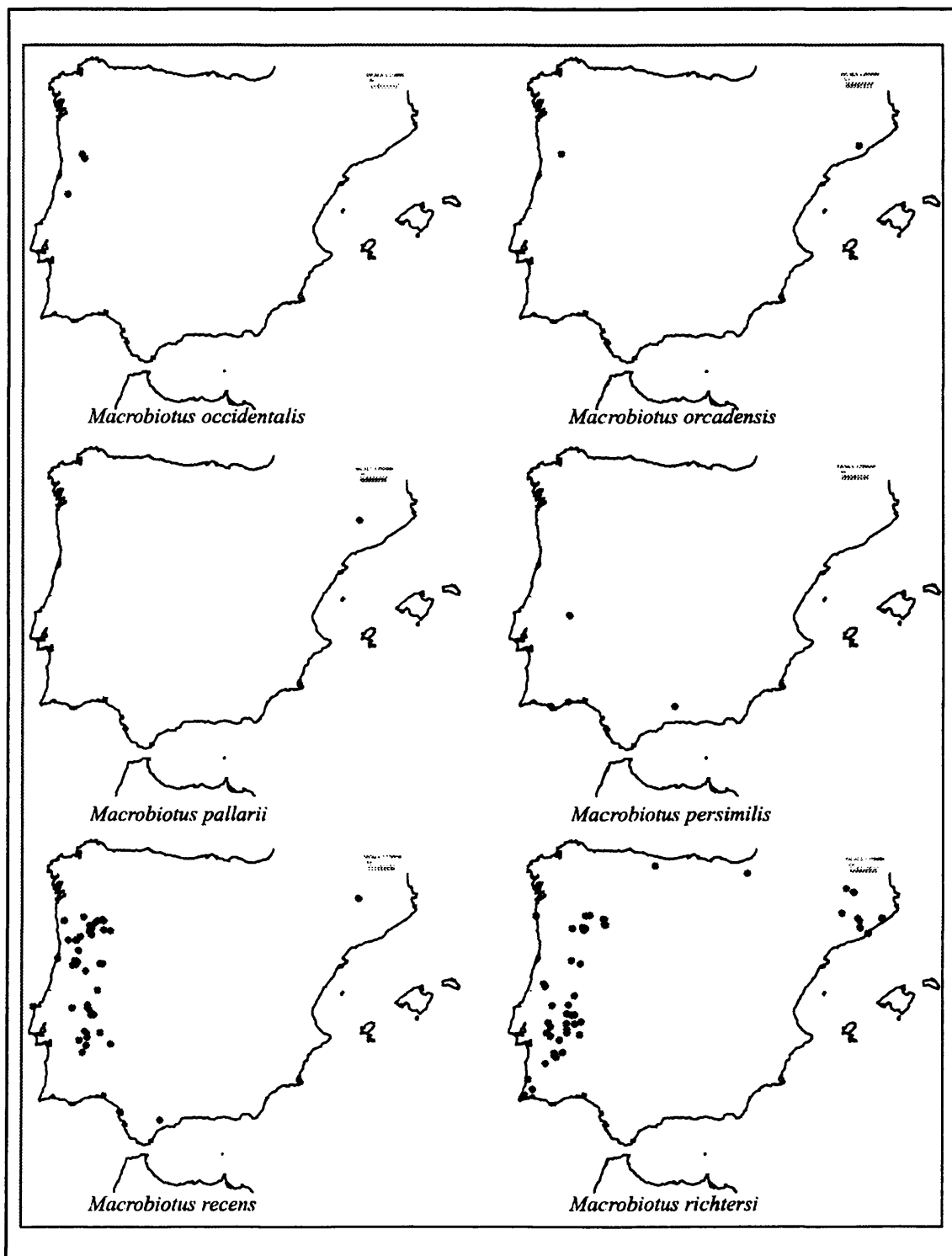


Figura 5.2.2 (Continuación)

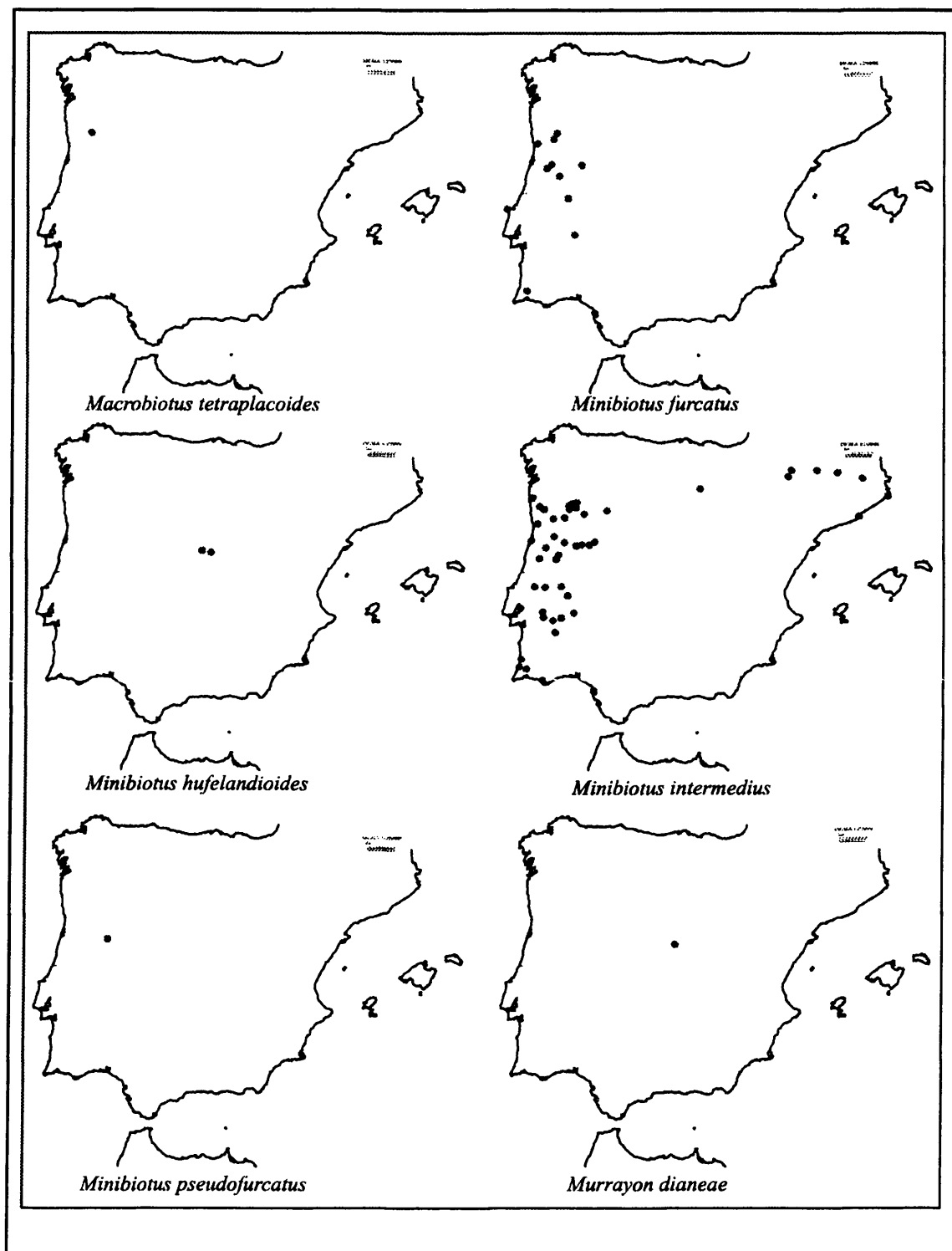


Figura 5.2.2 (Continuación)

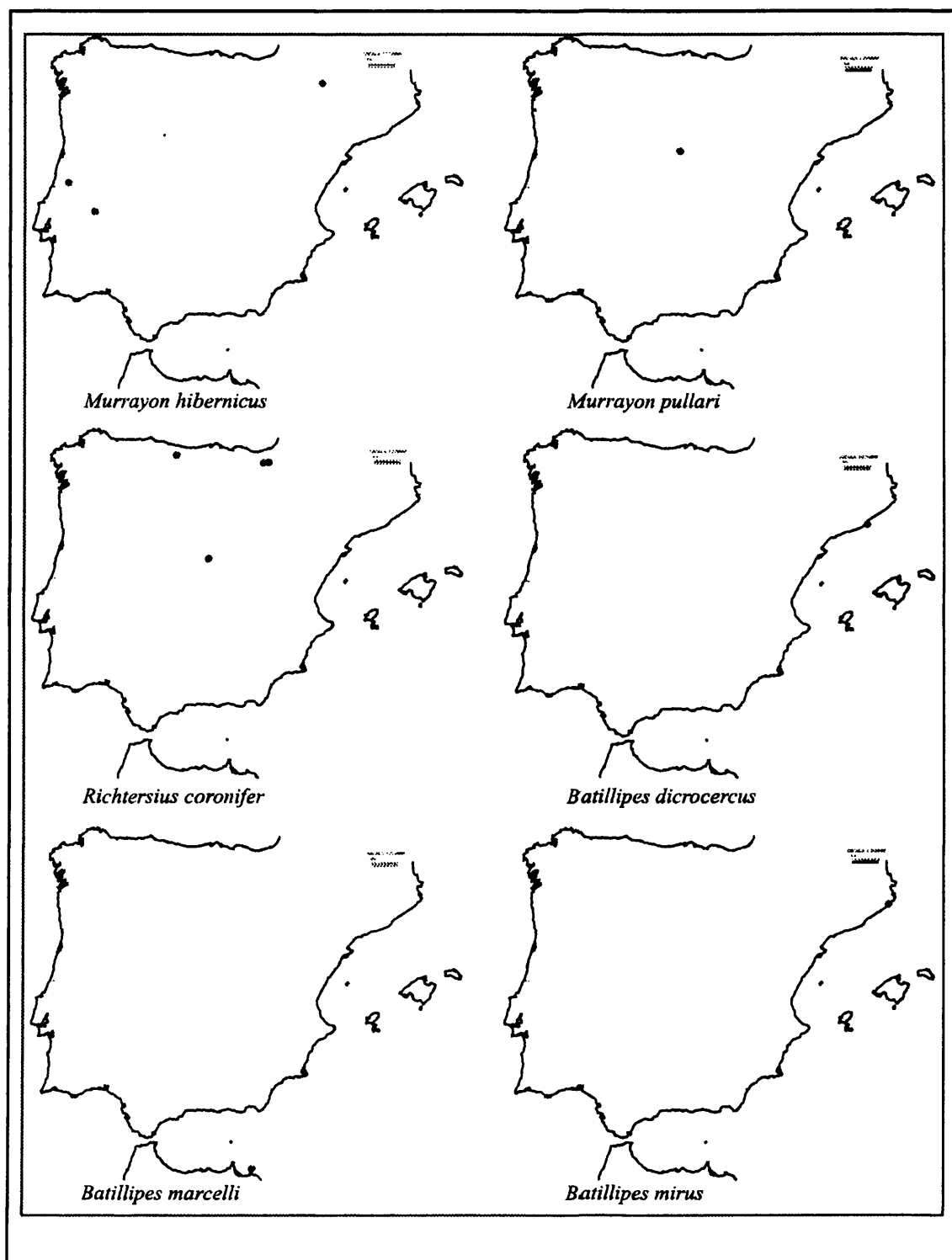


Figura 5.2.2 (Continuación)

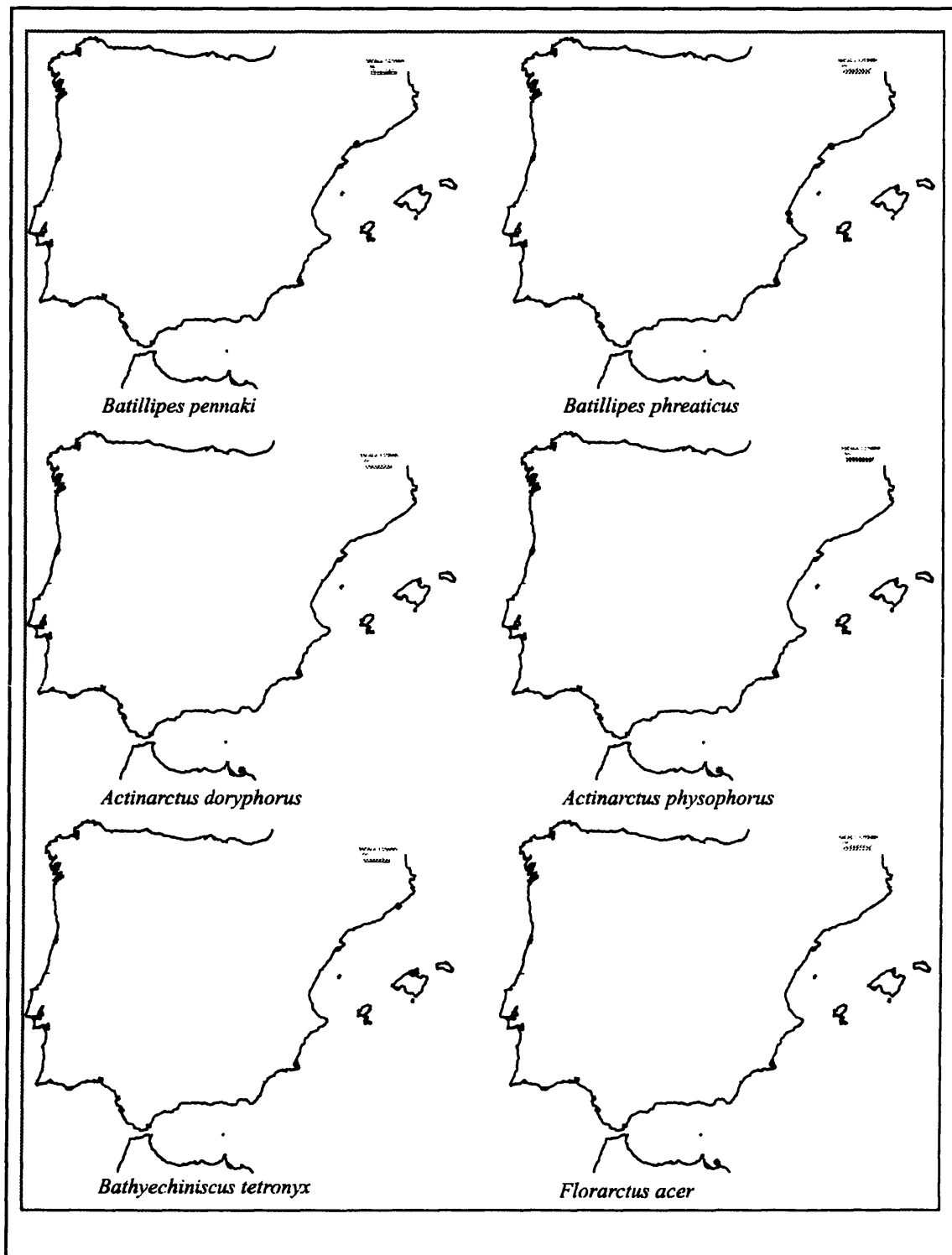


Figura 5.2.2 (Continuación)

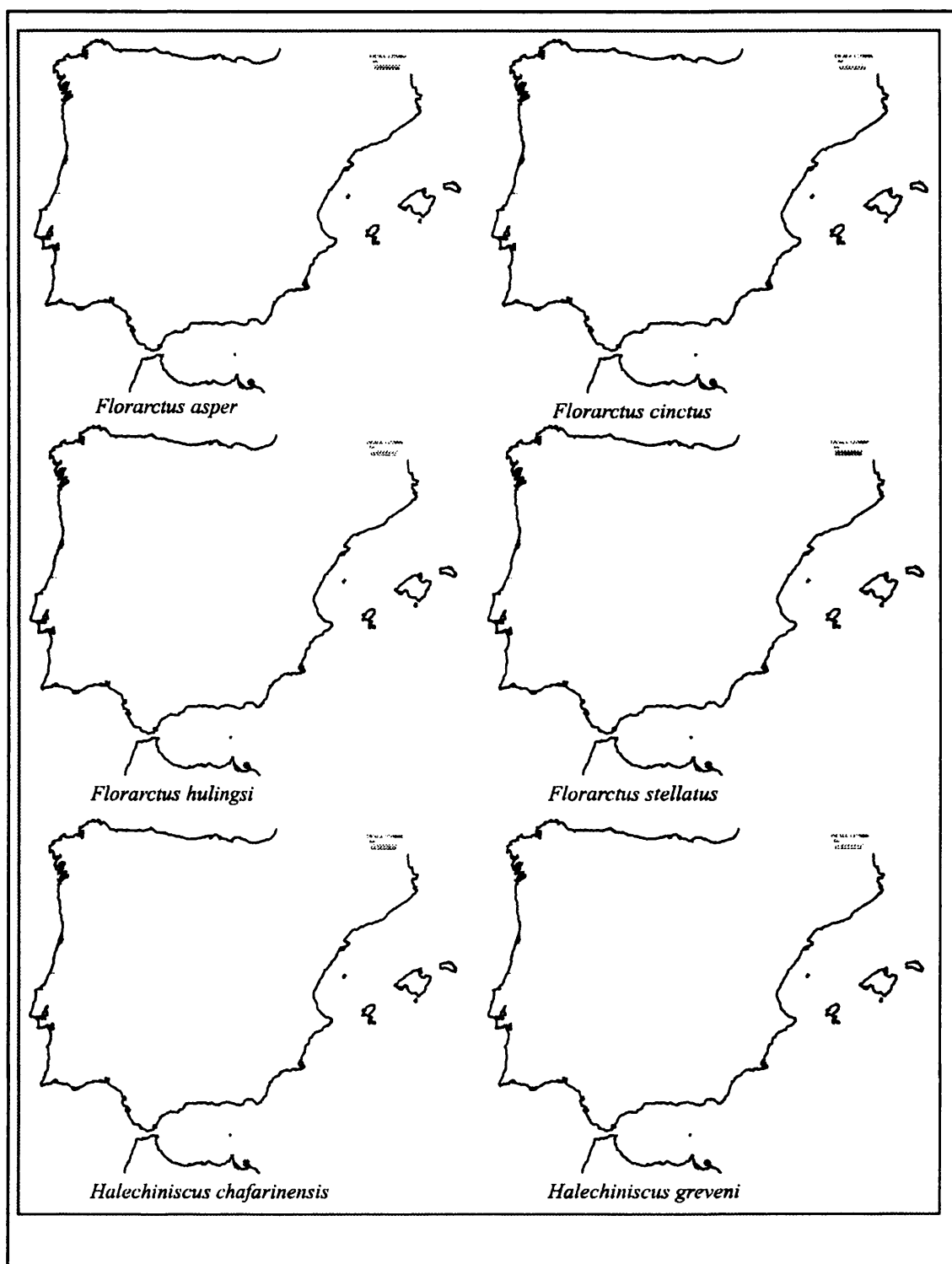


Figura 5.2.2 (Continuación)

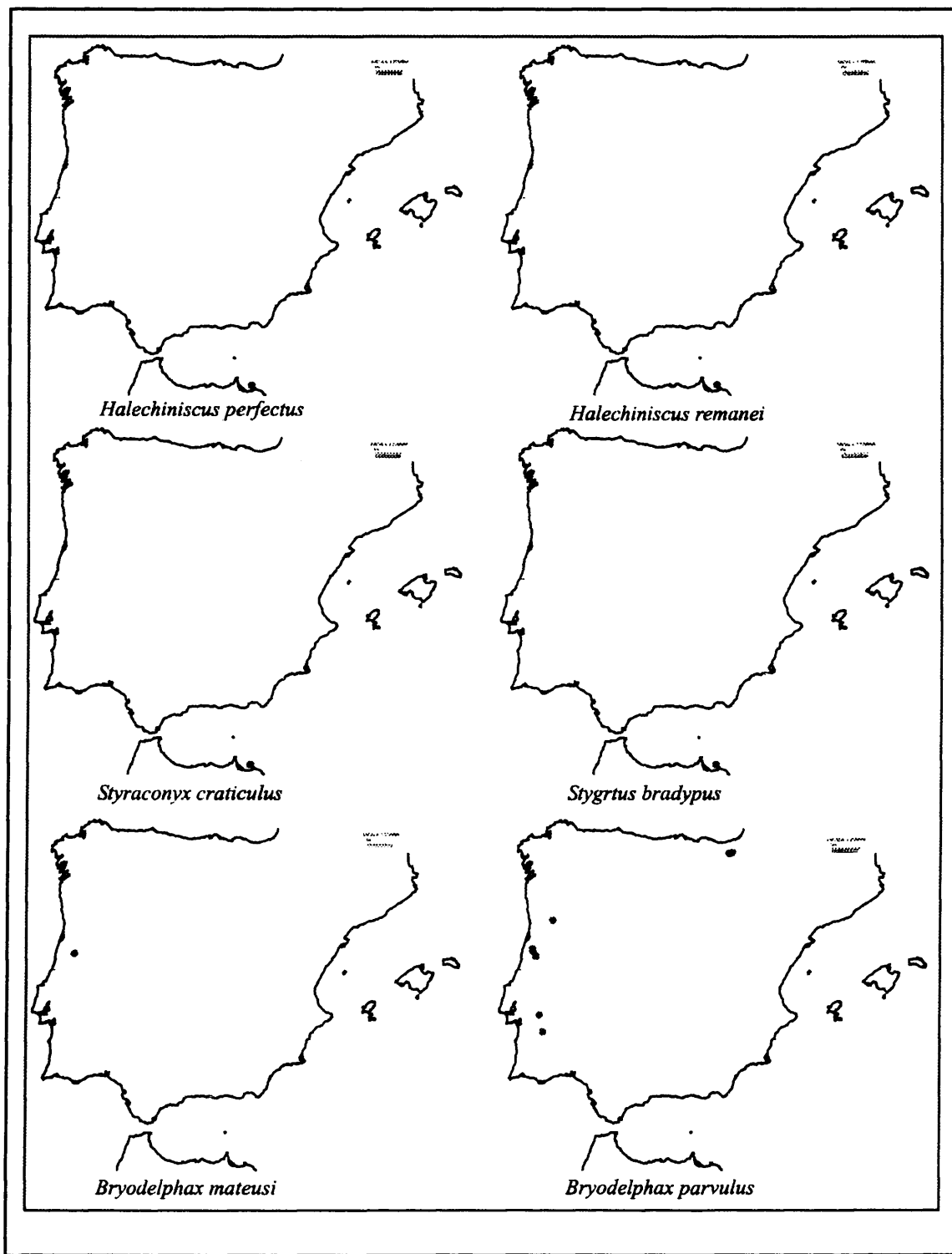


Figura 5.2.2 (Continuación)

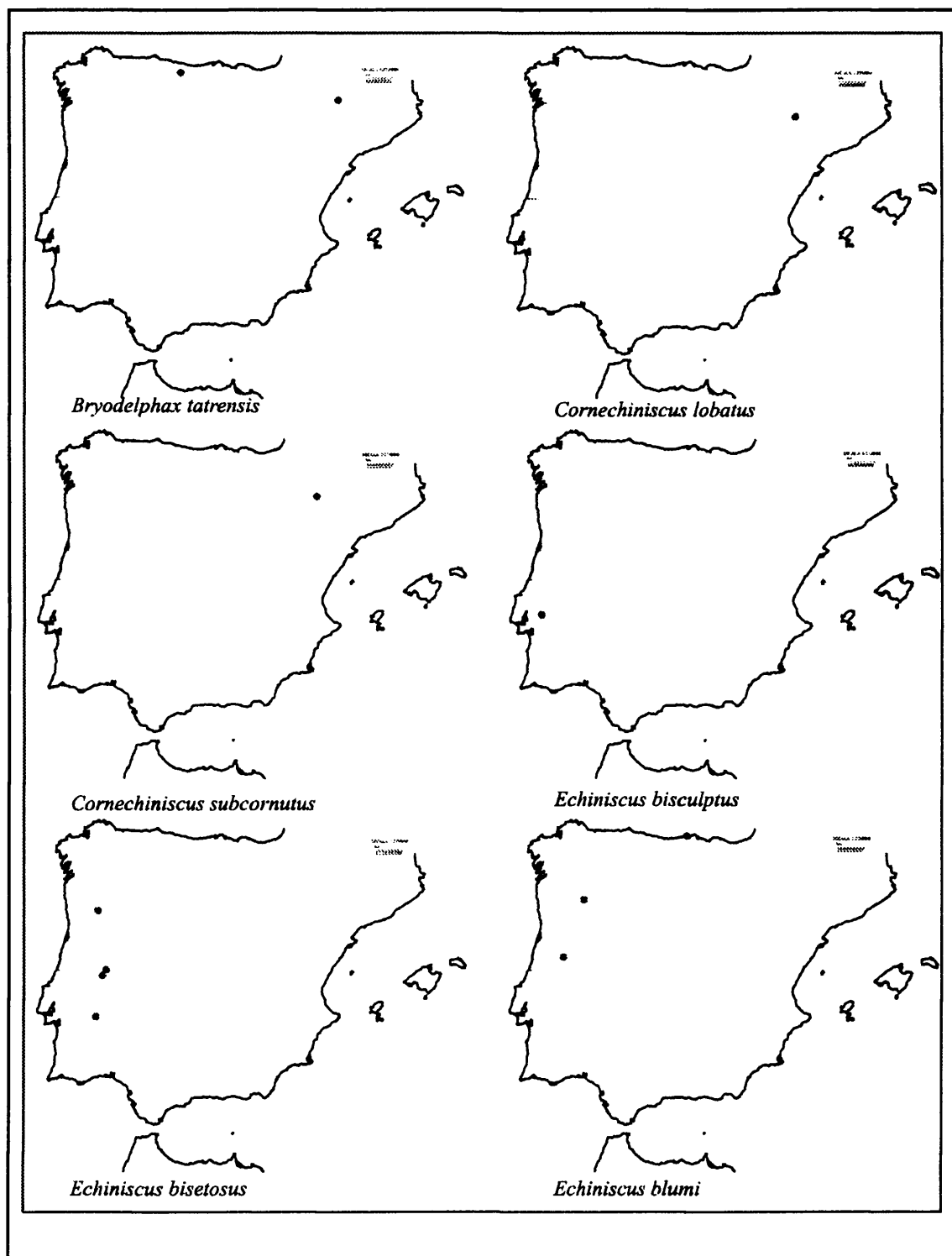


Figura 5.2.2 (Continuación)

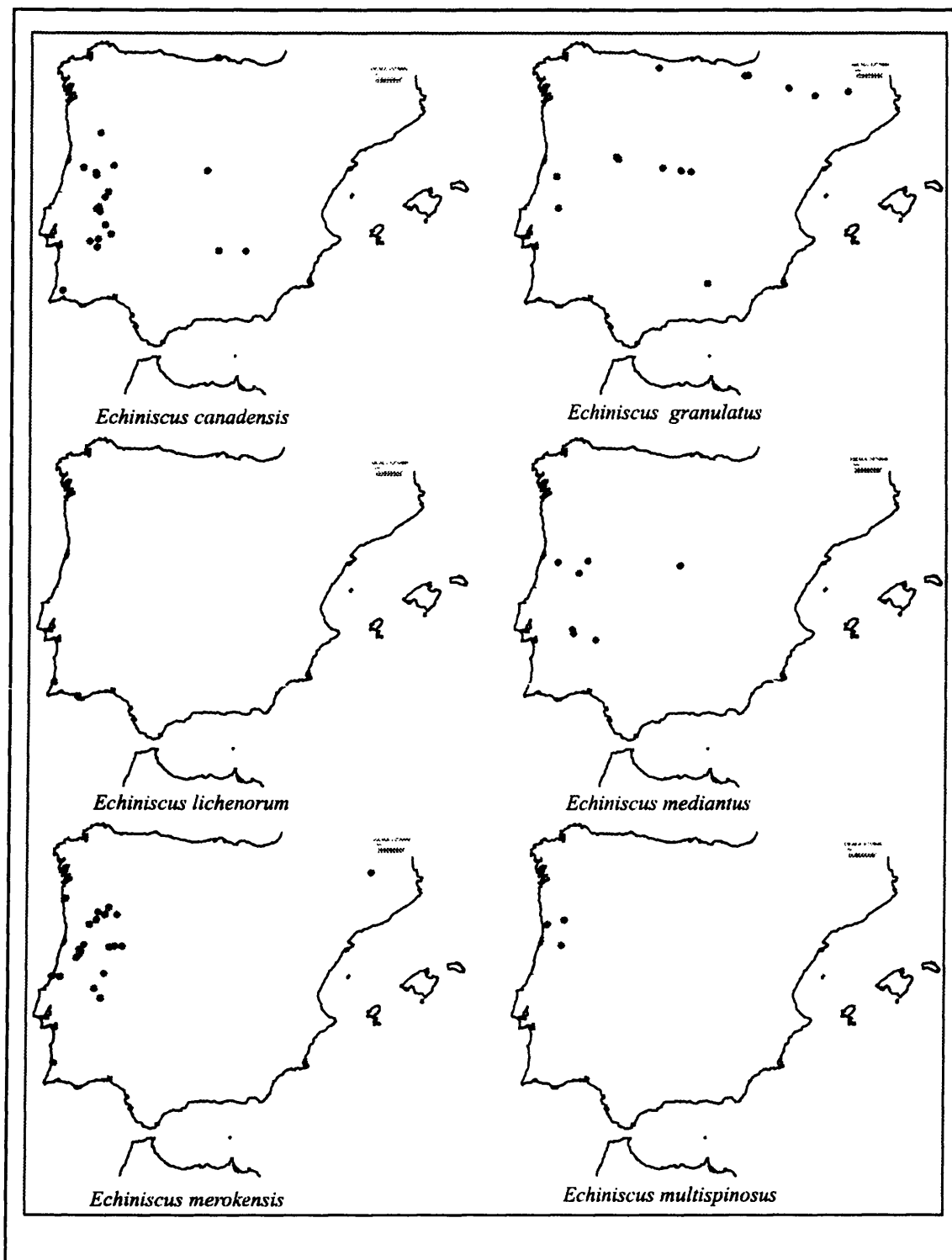


Figura 5.2.2 (Continuación)

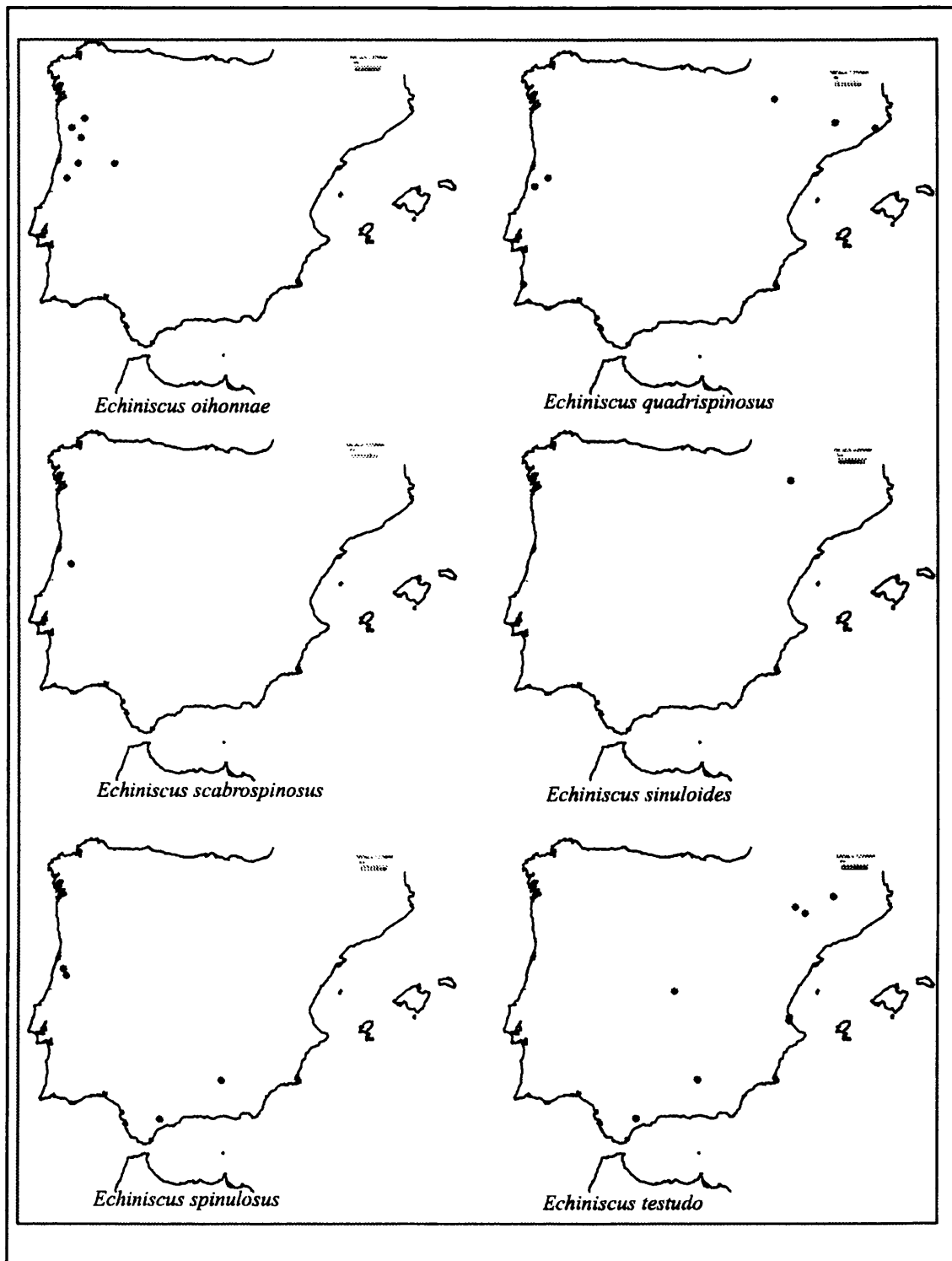


Figura 5.2.2 (Continuación)

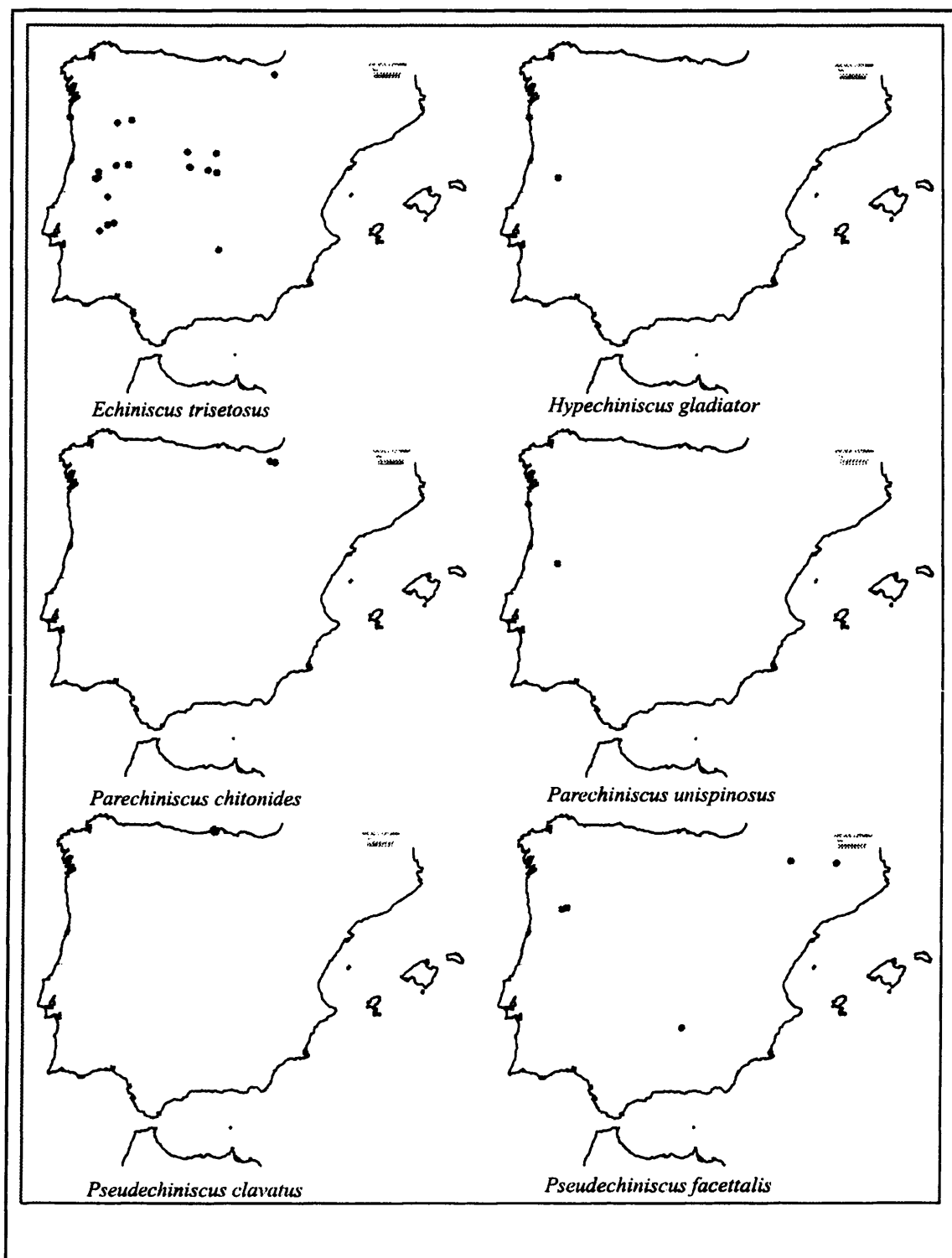


Figura 5.2.2 (Continuación)

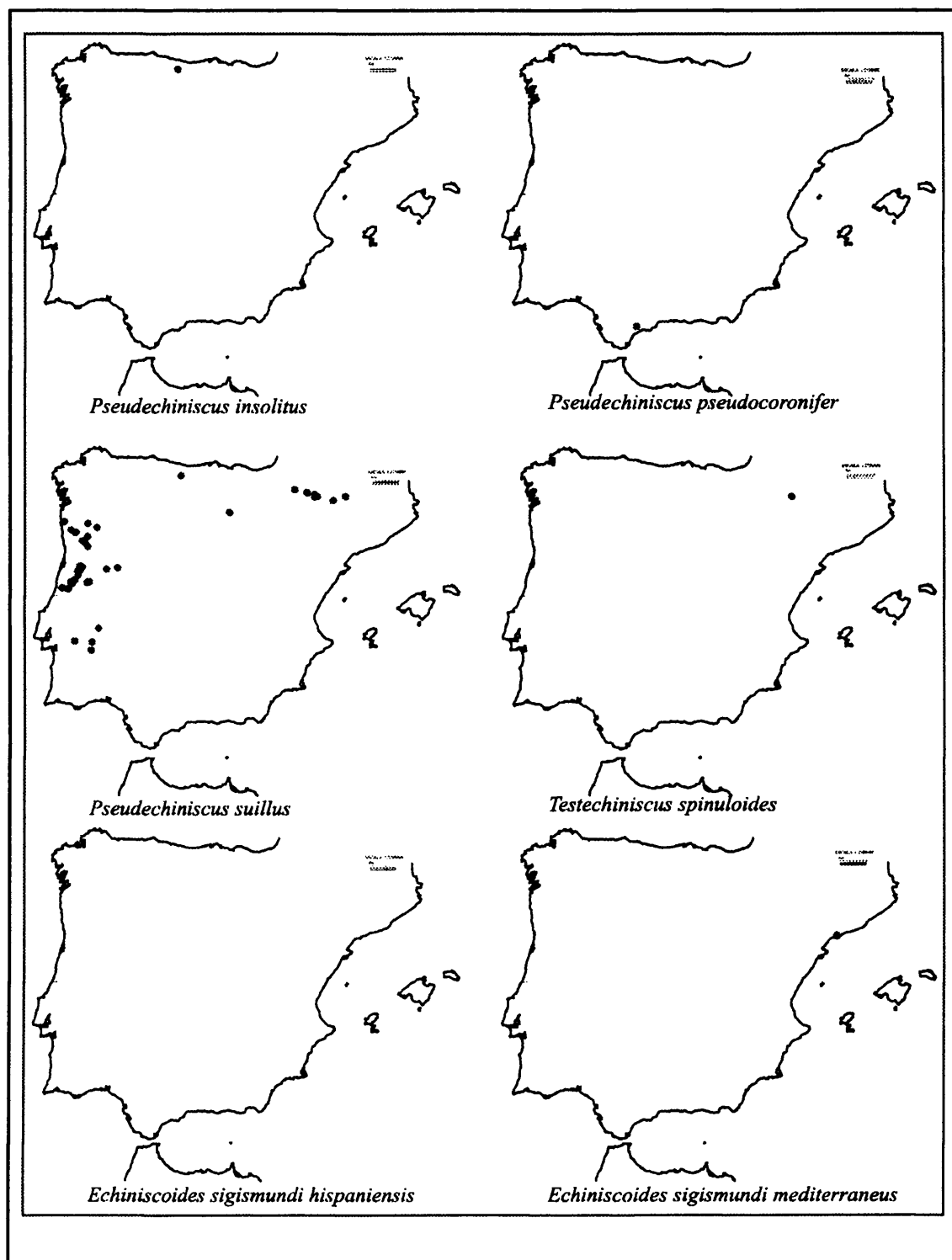


Figura 5.2.2 (Continuación)

5.3.- RESULTADOS TAXONÓMICOS

5.3.1.- Claves mundiales de las clases, órdenes y familias

En este apartado se presentan las claves de las clases, órdenes y familias mundiales desarrolladas a partir del trabajo de Ramazzotti y Maucci (1983).

CLAVE DE LAS CLASES MUNDIALES DEL *PHYLUM* TARDIGRADA

- 1.- Cirro lateral A presente.....2
- Cirro lateral A ausente.....Clase **EUTARDIGRADA**
- 2.- Bulbo con placoides separados y distinguibles.....Clase **MESOTARDIGRADA***
- Bulbo sin placoides separados y distinguibles.....Clase **HETEROTARDIGRADA**
[* La clase Mesotardigrada tiene un solo orden (Thermozodia), una sola familia (Thermozodidae), un solo género (*Thermozodium*) y una sola especie (*T. esakii*)]

CLAVE DE LOS ÓRDENES MUNDIALES DE LA CLASE HETEROTARDIGRADA

- 1.- Cirro mediano presente, a veces ausente. Uñas insertadas sobre los dígitos o sobre la propia pata, pero nunca sobre papilas.....Orden **Arthotardigrada**
- Cirro mediano ausente. Uñas insertadas sobre unas papilas en el extremo de la pata.....
.....Orden **Echiniscoidea**

CLAVE DE LOS ÓRDENES MUNDIALES DE LA CLASE EUTARDIGRADA

- 1.- Papilas cefálicas presentes. Rama principal y rama secundaria de la uña totalmente separadas.....Orden **Apochela**
- Papilas cefálicas ausentes. Rama principal y rama secundaria de la uña unidas.....
.....Orden **Parachela**

CLAVE DE LAS FAMILIAS MUNDIALES DEL ORDEN ARTHOTARDIGRADA

- 1.- Uñas insertadas directamente sobre la pata.....2
- Uñas insertadas sobre los dígitos.....3
- 2.- Placas dorsales de la cutícula presentes.....Familia **Stygartidae**
- Placas dorsales de la cutícula ausentes.....Familia **Coronartidae**
- 3.- Dos dígitos en el extremo de la pata.....4
- Más de dos dígitos en el extremo de la pata.....5
- 4.- Cuatro dígitos en el extremo de la pata.....Familia **Halechiniscidae**
- Seis dígitos en el extremo de la pata.....Familia **Batillipedidae**

-
- 5.- Cirro mediano presente.....Familia **Renaudarctidae**
 - Cirro mediano ausente.....Familia **Archechiniscidae**

CLAVE DE LAS FAMILIAS MUNDIALES DEL ORDEN ECHINISCOIDEA

- 1.- Cutícula sin placas dorsales.....2
 - Cutícula con placas dorsales.....Orden **Echiniscidae**
- 2.- *Clava* primarias y secundarias presentes.....3
 - *Clava* primarias y secundarias ausentes.....Familia **Carphanidae**
- 3.- *Clava* primarias y secundarias reducidas. Especies marinas.....Familia **Echiniscoididae**
 - *Clava* primarias y secundarias con forma de porra. Especies semiterrestres.....
Familia **Oreellidae**

CLAVE DE LAS FAMILIAS MUNDIALES DEL ORDEN APOCHELA

- 1.- Monotípica. Papilas cefálicas presentes. Bulbo sin placoides. Rama principal y rama secundaria de la uña totalmente separadas. Rama secundaria con dos o tres puntas.....Familia **Milnesiidae**

CLAVE DE LAS FAMILIAS MUNDIALES DEL ORDEN PARACHELA

- 1.- Diplouñas asimétricas; secuencia 2-1-2-1.....2
 - Diplouñas simétricas; secuencia 2-1-1-2.....Familia **Macrobiotidae**
- 2.- Diplouñas en todas las patas.....3
 - Faltan diplouñas en el segundo, tercer y cuarto par de patas.....Familia **Necopinatidae**
- 3.- Diplouña dividida o no en tres partes pero sin tabiques.....4
 - Diplouña dividida en tres partes (rama principal, rama secundaria y tramo común) separadas por tabiques.....Familia **Eohypsibiidae**
- 4.- Conexión entre rama principal y rama secundaria rígida.....5
 - Conexión entre rama principal y rama secundaria flexible.....Familia **Hypsibiidae**
- 5.- Falta el tramo común de la diplouña.....Familia **Calohypsibiidae**
 - Tramo común de la diplouña rígido y largo.....Familia **Microhypsibiidae**

5.3.2.- Claves de los géneros y especies ibéricos

Información obtenida principalmente de Ramazzotti y Maucci (1983). La clave de géneros es de los encontrados en la Península Ibérica, incluidos los de este trabajo. La clave de especies se refiere a los de la clase Eutardigrada, por ser la más ampliamente representada en esta memoria.

CLAVE DE LOS GÉNEROS IBÉRICOS DE LA FAMILIA BATILLIPEDIDAE

- 1.- Las patas terminan en seis dígitos, a veces reducidos o ausentes. Cada dígito se dilata en la parte final, adoptando la forma de disco, cuchara o paleta.....Género *Batillipes*

CLAVE DE LOS GÉNEROS IBÉRICOS DE LA FAMILIA STYGARCTIDAE

- 1.- Presenta las siguientes placas cuticulares dorsales: una cefálica, tres dorsales impares y una caudal. Espinas caudales presentes. Cuatro uñas en cada pata. Uñas internas con un ápice filamentosos largo. *Clava* anteriores largos.....Género *Stygartus*

CLAVE DE LOS GÉNEROS IBÉRICOS DE LA FAMILIA ECHINISCOIDIDAE

- 1.- Apéndices cefálicos (cirro A y *clava*) reducidos. Cuatro uñas presentes en cada pata.....
.....Género *Echiniscoides*

CLAVE DE LOS GÉNEROS IBÉRICOS DE LA FAMILIA HALECHINISCIDAE

- 1.- Con expansiones alrededor del cuerpo.....2
Sin expansiones alrededor del cuerpo.....3
- 2.- Expansiones, no gelatinosas, con forma de alas. Sin procesos tubulares.....
.....Género *Floractus*
- Expansiones con forma de estructuras tubulares laterales, dorsales y gelatinosas.....
.....Género *Actinarctus*
- 3.- Cabeza aplastada con lóbulos laterales expandidos. Uñas sin ganchos en la base
.....Género *Halechiniscus*
Sin cabeza aplastada con lóbulos laterales expandidos. Uñas con ganchos en la base.....4
- 4.- Cirro mediano largo. Uña media de cada pata con cuatro puntas con forma de diente.....
.....Género *Bathyechiniscus*
- Cirro mediano corto. Uña media de cada pata con tres puntas.....Género *Styraconyx*

CLAVE DE LOS GÉNEROS IBÉRICOS DE LA FAMILIA ECHINISCIDAE

- 1.- Aparato bucofaríngeo rígido.....2
- Aparato bucofaríngeo flexible.....Género *Cornechiniscus*

2.- Clava secundarios con forma de papila.....	3
- Clava secundarios con forma de cúpula.....	Género <i>Parechiniscus</i>
3.- Placas ventrales presentes.....	4
- Placas ventrales ausentes.....	5
4.- Manchas oculares rojas.....	Género <i>Bryodelphax</i>
- Manchas oculares negras o marrones.....	Género <i>Testechiniscus</i>
5.- Aparato bucofaríngeo sin bulbo cuticular anterior al bulbo faríngeo.....	6
- Aparato bucofaríngeo con bulbo cuticular anterior al bulbo faríngeo.....	
.....	Género <i>Hypechiniscus</i>
6.- Placa IV' pseudosegmentada.....	Género <i>Pseudechiniscus</i>
- Placa IV' no pseudosegmentada.....	Género <i>Echiniscus</i>

CLAVE DE LOS GÉNEROS IBÉRICOS DE LA FAMILIA MACROBIOTIDAE

1.- Uñas tipo <i>Dactylobiotus</i> , que están conectadas por la base, en cada pata, por un espesamiento cuticular. Lúnulas ausentes. Especies dulceacuícolas.....	
.....	Género <i>Dactylobiotus</i>
- Uñas tipo <i>Macrobiotus</i> , que no están conectadas por la base.....	2
2.- Diez <i>papulae</i> alrededor de la boca.....	Género <i>Minibiotus</i>
- Diez lamelas alrededor de la boca.....	3
3.- Uñas tipo <i>pullarii</i> , con la porción basal de la uña con forma trapezoidal y ángulo entre rama principal y secundaria agudo.....	Género <i>Murrayon</i>
- Uñas tipo <i>hufelandi</i> o <i>echinogenitus</i> , es decir, la porción basal de la uña no tiene forma trapezoidal.....	4
4.- Furca de los estiletes tipo <i>Adorybiotus</i> , con los procesos posterolaterales divergentes, gruesos y no engrosados en el ápice.....	Género <i>Richtersius</i>
- Furca de los estiletes tipo <i>Macrobiotus</i> , con cierto ángulo entre los procesos posterolaterales que están engrosados en el ápice.....	Género <i>Macrobiotus</i>

CLAVE DE LOS GÉNEROS IBÉRICOS DE LA FAMILIA CALOHYPSIBIIDAE

- 1.- Aparato bucofaríngeo rígido y sin barrera de refuerzo. Boca sin lamelas. Diplouñas asimétricas de tipo *Calohypsibius*, de tamaño y forma similar entre ellas. Una rama rígida conecta las uñas de cada pata. Cutícula con escultura.....Género *Calohypsibius*

CLAVE DE LOS GÉNEROS IBÉRICOS DE LA FAMILIA MILNESIIDAE

- 1.- Alrededor de la boca hay seis lamelas y seis papilas. Tubo bucal ancho, corto y rígido. Soporte de los estiletes corto y grueso. Bulbo faríngeo no contiene placoides. Uñas tipo *Milnesium*, con rama principal y secundaria separadas, y rama secundaria corta y bi- o tri-partida.....Género *Milnesium*

CLAVE DE LOS GÉNEROS IBÉRICOS DE LA FAMILIA HYPYSIBIIDAE

- 1.- Aparato bucofaríngeo tipo *isohypsibius*, rígido.....2
- Aparato bucofaríngeo tipo *diphascon*, flexible.....7
- 2.- Uñas tipo *Hypsibius*.....3
- Uñas tipo *Isohypsibius*.....4
- 3.- Uñas tipo *hypsibius* típicas. Ausencia de órganos sensoriales elípticos dorsolaterales en la cabeza. Apéndice de inserción de los músculos de los estiletes con forma de gancho semilunar, simétrico respecto al plano frontal. Huevos puestos dentro de la exuvia, que casi siempre son lisos. Lúnulas ausentes.....Género *Hypsibius*
- Uñas tipo *oberhaeuseri*, es decir, tipo *hypsibius* pero más largas y finas. Presencia de órganos sensoriales elípticos dorsolaterales en la cabeza. Apéndice de inserción de los músculos de los estiletes con forma de gancho atenuado, asimétrico respecto al plano frontal. Huevos puestos libres, que tienen salientes en la superficie. Lúnulas, cuando están presentes, son muy pequeñas.....Género *Ramazzotius*
- 4.- Uñas con el ángulo entre la rama principal y la secundaria alrededor de 180°.....
.....Género *Eremobiotus*
- Uñas con el ángulo entre la rama principal y la secundaria recto.....5
- 5.- Tubo bucal con lámina ventral.....Género *Doryphoribius*
- Tubo bucal sin lámina ventral.....6
- 6.- Presencia de 30 lamelas alrededor de la boca.....Género *Pseudobiotus*
- No hay lamelas alrededor de la boca pero sí seis lóbulos.....Género *Isohypsibius*

- 7.- Apéndices de inserción de los músculos de los estiletes con forma de anillo ancho y plano.....8
 - Apéndices de inserción de los músculos de los estiletes con forma de gancho.....10
- 8.- Tamaño del anillo fino.....9
 - Tamaño del anillo ancho.....Género *Platicrista*
- 9.- Soporte de los estiletes presente.....Género *Itaquascon*
 - Soporte de los estiletes ausente.....Género *Astatumen*
- 10.- Apéndices de inserción de los músculos de los estiletes con forma de gancho semilunar, simétrico respecto al plano frontal. *Goccia* ausente o presente.....Género *Diphascon* (11)
 - Apéndices de inserción de los músculos de los estiletes con forma de gancho abrupto, asimétrico respecto al plano frontal. *Goccia* ausente.....Género *Hebesuncus*
- 11.- *Goccia* presente. Bulbo con placoides no muy largos.....Subgénero *Diphascon*
 - *Goccia* ausente. Bulbo con placoides largos o muy largos.....Subgénero *Adropion*

CLAVE DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *CALOHYSIBIUS*

- 1.- Cutícula con papilas, placas o tubérculos dispuestos irregularmente en el cuerpo.....2
 - Cutícula con las espinas dispuestas en filas.....*C. ornatus*
- 2.- Cutícula con papilas y placas.....*C. placophorus*
 - Cutícula con tubérculos.....*C. verrucosus*

CLAVE DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *MILNESIUM*

- 1.- Presenta 6 papilas y 6 lóbulos alrededor de la boca.....2
 - Presenta 6 papilas y 4 lamelas alrededor de la boca.....*M. tetralamellatum*
- 2.- Tubo bucal con forma de embudo.....*M. eurystomum*
 - Tubo bucal con el mismo diámetro en toda su longitud.....*M. tardigradum*

CLAVE DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *ASTATUMEN*

- 1.- Aparato bucofaríngeo con tubo bucal y tubo faríngeo. Bulbo contiene *listerelle*, pero no apófisis ni placoides. No tiene soporte de los estiletes. Suele presentar barreras cuticulares en los tres primeros pares de patas.....*A. trinacriae*

CLAVE DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *DIPHASCON* (*ADROPION*)

- 1.- Bulbo contiene apófisis y 3 macroplacoides con forma de bastoncillo fino ***D. (A.) prorsirostre***
- Bulbo contiene apófisis, 3 macroplacoides con forma de bastoncillo largo y fino, un microplacide y, a veces, una *septula*..... ***D. (A.) scoticum***

CLAVE DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *DIPHASCON* (*DIPHASCON*)

- 1.- Cutícula lisa, sin escultura.....2
- Cutícula con algún tipo de escultura.....6

- 2.- Bulbo contiene 3 macroplacoides.....3
- Bulbo contiene 2 macroplacoides..... ***D. (D.) recamieri***

- 3.- Macroplacoides con forma de bastoncillo corto o de gránulos. Bulbo contiene un microplacide y/o una *septula*. Base de las diplouñas lisa.....4
- Macroplacoides con forma de bastoncillo largo. Bulbo contiene un microplacide. Base de las diplouñas con espinas..... ***D. (D.) nobilei***

- 4.- Macroplacide con forma de gránulos.....5
- Macroplacide con forma de bastoncillo corto. Microplacide y *septula* presentes..... ***D. (D.) pingue***

- 5.- Microplacide y *septula* presentes. Tamaño de los macroplacoides iguales entre sí..... ***D. (D.) chilensis***
- *Septula* presente, a veces también microplacide. Tamaño de los macroplacoides creciente del primero al tercero..... ***D. (D.) alpinum***

- 6.- Escultura de la cutícula por todo el cuerpo.....7
- Escultura de la cutícula granulada sólo en la región caudal del cuerpo.....9

- 7.- Escultura con forma de tubérculos. Bulbo contiene 2 macroplacoides y una *septula*.....8
- Escultura con forma de granulación fina y regular, más gruesa en la región caudal del cuerpo. Bulbo contiene 2 macroplacoides con forma de bastoncillo corto y un microplacide..... ***D. (D.) rugosum***

- 8.- Macroplacoides con forma de gránulos..... ***D. (D.) nodulosum***
- Macroplacoides con forma de bastoncillo largo..... ***D. (D.) granifer***

- 9.- Macroplacoides con forma de gránulos. La longitud del tubo faríngeo es dos veces la del bulbo faríngeo.....*D. (D.) oculatum*
- Macroplacoides con forma de bastoncillo corto. La longitud el tubo faríngeo es el 20-30% de la del bulbo faríngeo.....*D. (D.) rugocaudatum*

CLAVE DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *DORYPHORIBIUS*

- 1.- Cutícula reticulada con áreas poligonales en todo el cuerpo. Bulbo contiene 2 macroplacoides con forma de bastoncillo corto. Lúnulas presentes.....*D. flavus*

CLAVE DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *EREMBIOTUS*

- 1.- Cutícula lisa. 6 *papulae* y 6 papilas alrededor de la boca. Bulbo contiene 2 macroplacoides con forma de bastoncillo. Lúnulas grandes y dentadas en todas las patas, más grandes en el cuarto par de patas. Barreras cuticulares con los márgenes dentados en los tres primeros pares de patas.....*E. alicatai*

CLAVE DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *HEBESUNCUS*

- 1.- Cutícula lisa. Bulbo contiene 2 macroplacoides con forma de gránulos. No presenta lúnulas.....*H. conjungens*

CLAVE DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *HYPISIBIUS*

- 1.- Cutícula con escultura.....2
- Cutícula lisa.....3
- 2.- Escultura con forma de placas irregulares con contorno poligonal por todo el cuerpo.....*H. camelopardis*
- Escultura con forma de placas irregulares sólo en la región caudal.....*H. scabropygus*
- 3.- Macroplacoides con forma de gránulo4
- Macroplacoides con forma de bastoncillo.....5
- 4.- El tramo común de las diplouñas es muy corto..... *H. microps*
- El tramo común de las diplouñas es largo.....*H. pallidus*
- 5.- Macroplacoide con forma de bastoncillo corto. Suele presentar *septula*, que es muy pequeña, con forma de punto.....*H. convergens*
- Macroplacoide con forma de bastoncillo largo. *Septula*, presente, grande y con forma triangular o cuadrangular.....*H. dujardini*

CLAVE DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *ISOHYPHIBIUS*

- 1.- Cutícula lisa.....2
 - Cutícula con escultura en forma de *gibbosità* o tubérculos.....4
- 2.- Bulbo contiene 3 macroplacoides.....3
 - Bulbo contiene 2 macroplacoides.....*I. marcellinoi*
- 3.- Microplacoide presente. Cutícula exhibe, a veces, una granulación muy fina.....
 -*I. prosostomus*
 - Microplacoide ausente. Cutícula siempre lisa.....*I. tetradactyloides*
- 4.- Cutícula con *gibbosità*.....5
 - Cutícula con tubérculos pequeños dispuestos regularmente el anillos transversales por todo el cuerpo.....*I. annulatus*
- 5.- *Gibbosità* dispuestas en filas transversales.....6
 - *Gibbosità* de diversos tamaños dispuestas irregularmente y tubérculos en la región caudal..
.....*I. montanus*
- 6.- 7 filas transversales de *gibbosità* y cutícula lisa o con una granulación muy fina entre las *gibbosità*.....*I. nodosus*
 - 8 filas transversales de *gibbosità* y cutícula con gránulos irregulares entre las *gibbosità*.....
.....*I. monstruosus*
 - 9 filas transversales de *gibbosità*.....7
 - 10 filas transversales de *gibbosità*.....8
- 7.- Primera (I) y novena (IX) filas con 2 *gibbosità*. Bulbo con 2 macroplacoides con forma de bastoncillo corto. Lúnulas lisas y grandes*I. josephi*
 - Primera fila (I) con 4 ó 6 *gibbosità* y novena fila (IX) con 4 *gibbosità*. Bulbo con 2 macroplacoides con forma de bastoncillo largo. Lúnulas lisas y pequeñas..... *I. sattleri*
- 8.- Tres *gibbosità* en las filas I, III, V, VII y IX; 2 *gibbosità* en las filas II y X; y 4 *gibbosità* en las filas IV, VI y VIII. Granulación gruesa en toda la cutícula, incluso encima de las *gibbosità*. Bulbo con 2 macroplacoides con forma de bastoncillo corto. Lúnulas muy grandes y lisas.....*I. lunulatus*
 - Cada una de las diez filas transversales con 4 *gibbosità*. Granulación fina en todo el cuerpo, también sobre las *gibbosità*. Bulbo con 3 macroplacoides con forma de gránulo. Lúnulas pequeñas y lisas.....*I. mammillosus*

- Cinco *gibbosità* en las filas I y X; 4 *gibbosità* en las filas II, IV, VI y VIII; 6 *gibbosità* en las filas III, V y VII; y 2 *gibbosità* en la fila IX. Granulación en toda la superficie, entre *gibbosità* y sobre ellas. Bulbo con 2 macroplacoides con forma de bastoncillo corto. Lúnulas pequeñas y lisas.....***I. tuberculatus***

CLAVE DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *PSEUDOBLOTUS*

- 1.- Cutícula lisa. Armadura bucal constituida por una fila de dientes triangulares y tres crestas transversales. Bulbo con 3 macroplacoides con forma de bastoncillo muy largo. Sin lúnulas ni barreras cuticulares. Diplouñas con tramo común muy largo y ramas principales con puntas accesorias***P. augusti***

CLAVE DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *ITAQUASCON*

- 1.- Papila triangular dorsal entre el tercer y cuarto pares de patas presente.....***I. placophorum***
Papila triangular dorsal entre el tercer y cuarto pares de patas ausente.....***I. ramazzotti***

CLAVE DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *RAMAZZOTTIUS*

- 1.- Cutícula lisa con 9 franjas marrones transversales.....***R. novemcinctus***
- Cutícula lisa con 9 franjas marrones transversales y 5 longitudinales.....***R. oberhaeuseri***

CLAVE DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *PLATICRISTA*

- 1.- Cutícula lisa. Bulbo contiene 2 macroplacoides con forma de bastoncillo largo. No presenta lúnulas.....***P. angustata***

CLAVE DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *DACTYLOBLOTUS*

- 1.- Cutícula lisa. Puntas accesorias evidentes.....2
- Cutícula arrugada. Puntas accesorias presentes pero poco evidentes.....***D. selenicus***
- 2.- Rama secundaria de las diplouñas de los tres primeros pares de patas de menor tamaño que las del cuarto par de patas. Lámina ventral mide menos del 60% de la longitud del tubo bucal.....3
- Rama secundaria de las diplouñas del mismo tamaño en todas las patas. Lámina ventral mide más del 45% de la longitud del tubo bucal.....***D. ambiguus***
- 3.- Rama secundaria muy corta, mide menos de un tercio de la longitud total de la diplouña, en todas las patas. Soporte de los estiletes se insertan a 75-78% de la longitud del tubo bucal.....***D. dispar***
- Rama secundaria mide, al menos, un tercio de la longitud total de la diplouña, en todas las patas. Soporte de los estiletes se insertan a 71-74% de la longitud del tubo bucal.....***D. parthenogeneticus***

CLAVE DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *RICHTERSIUS*

- 1.- Bulbo contiene 2 macroplacoides con forma de gránulo. Lúnulas dentadas en los cuatro pares de patas, de mayor tamaño en el cuarto par de patas.....*R. coronifer*

CLAVE DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *MINIBIOTUS*

- 1.- Cutícula lisa. Granulación alrededor de la diplouñas presente. Puntas accesorias largas.....2
- Cutícula con poros. Granulación alrededor de la diplouñas ausente. Puntas accesorias cortas.....3
- 2.- Lúnulas lisas y pequeñas en los cuatro pares de patas.....*M. intermedius*
- Lúnulas lisas y pequeñas en los tres primeros pares de patas y dentadas en el cuarto par.....*M. hufelandioides*
- 3.- Poros de la cutícula de formas, triangulares, cuadrangulares, elípticas y tamaños variados...4
- Poros de la cutícula redondos y grandes, dispuestos en filas transversales. Microplacoide con límites bien definidos. Lúnulas con márgenes lisos y pequeñas en todas las patas.....*M. gumersindoi*
- 4.- Microplacoide muy pequeño, con límites no definidos. Lúnulas con márgenes irregulares en el cuarto par de patas, y lisas en los tres primeros pares de patas.....*M. furcatus*
- Microplacoide pequeño, pero con límites definidos. Lúnulas con márgenes lisos en todas las patas.....*M. pseudofurcatus*

CLAVE DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *MURRAYON*

- 1.- Cutícula presenta granulación fina.....2
- Cutícula lisa.....*M. pullarii*
- 2.- Distribución de la granulación uniforme por la cutícula de todo el cuerpo.....*M. dianeae*
- Presencia de dos bandas laterales de granulación*M. hibernicus*

CLAVE DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *MACROBIOTUS*

- 1.- Ángulo entre la rama principal y la secundaria es recto.....2
- Ángulo entre la rama principal y la secundaria no es recto.....3

- 2.- Bulbo con 2 macroplacoides con forma de bastoncillo largo. Lúnulas de los tres primeros pares de patas grandes y lisas, las del cuarto par de patas son más grandes y dentadas. Huevos con estructuras salientes cónicas con filamentos en el ápice, que tienen la superficie alveolada. Superficie del huevo, entre las estructuras, con una sustancia mucilagino-sa.....*M. hystricogenitus*
- Bulbo con 3 macroplacoides con forma de gránulo largo. Lúnulas de los tres primeros pares de patas grandes y lisas, las del cuarto par de patas son dentadas. Huevos con estructuras salientes con forma de cono alargado que presenta el ápice fino y alargado; superficie de las estructuras con una malla reticulada.....*Macrobiotus n. sp.*
- 3.- Bulbo con 2 macroplacoides.....4
- Bulbo con 3 macroplacoides.....15
- Bulbo con 4 macroplacoides.....*M. tetraplacoides*
- 4.- Diplouñas tipo *hufelandi*.....5
- Diplouñas tipo *echinogenitus*.....*M. dubius*
- 5.- Tramo común de las diplouñas típico de *hufelandi*.....6
- Tramo común de las diplouñas muy ancho.....*M. pallarii*
- 6.- Microplacoide grande.....7
- Microplacoide pequeño, que puede llegar a faltar.....*M. occidentalis*
- 7.- Armadura bucal constituida por una banda de dientes posterior, compuesta por varias filas, y un sistema de crestas transversales.....8
- Armadura bucal constituida por una banda de dientes anterior, formada por varias filas, una banda de dientes posterior, compuesta por varias filas y un sistema de crestas transversales.....9
- 8.- Armadura bucal poco marcada. Lúnulas de los tres primeros pares de patas lisas y grandes, en el cuarto par de patas son irregulares o dentadas y grandes. Huevos con estructuras salientes con forma de cáliz invertido. Disco apical con el borde liso. Superficie del huevo con poros distribuidos uniformemente y de igual tamaño que la corona de poros que hay en la base de las estructuras. Diámetro de la base de la estructura de igual tamaño que el diámetro del disco apical de las estructuras.....*M. sandrae*
- Armadura bucal marcada. Lúnulas de los tres primeros pares de patas lisas o irregulares y pequeñas, en el cuarto par de patas son dentadas y grandes. Huevos con estructuras salientes con forma de cáliz invertido. Disco apical con el borde dentado. Superficie del huevo con poros distribuidos uniformemente y de menor tamaño que la corona de poros que hay

- en la base de las estructuras. Diámetro de la base de la estructura de mayor tamaño que el diámetro del disco apical de las estructuras.....*M. terminalis*
- 9.- Cutícula lisa.....10
 - Cutícula con poros.....11
- 10.- Lúnulas grandes, del mismo tamaño en todas las patas y dentadas o irregulares. Cutícula lisa, rara vez presenta poros muy pequeños. Juveniles con diplouñas tipo *echinogenitus*.....*M. echinogenitus*
 - Lúnulas grandes y lisas en los tres primeros pares de patas, de mayor tamaño y lisas en el cuarto par de patas.....*M. grandis*
- 11.- Lúnulas de los tres primeros pares de patas de menor tamaño que en el cuarto par.....12
 - Lúnulas del mismo tamaño en todas las patas, lisas en los tres primeros pares de patas y lisas o irregulares en el cuarto par. Huevos con estructuras salientes con forma de cáliz invertido. Disco apical con el borde dentado. Superficie del huevo con puntos también en la base de las estructuras. Diámetro de la base de la estructura de mayor tamaño que el diámetro del disco apical de las estructuras.....*M. hyperboreus*
- 12.- Lúnulas en los tres primeros pares de patas pequeñas.....13
 - Lúnulas en los tres primeros pares de patas grandes.....14
- 13.- Lúnulas del cuarto par de patas grandes y lisas. Huevos con estructuras salientes con forma de cáliz invertido de gran tamaño. Disco apical con el borde liso. Superficie del huevo con poros de menor tamaño que la corona de poros en la base de las estructuras. Diámetro de la base de la estructura de tamaño similar que el diámetro del disco apical de las estructuras.....*M. macrocalix*
 - Lúnulas del cuarto par de patas grandes e irregulares. Huevos con estructuras salientes con forma de cono fino con el ápice alargado y, a veces, bífido. Superficie de la estructura rugosa y con una corona de guiones en la base. Superficie del huevo, entre las estructuras, granulada.....*M. recens*
- 14.- Lúnulas del cuarto par de patas muy grandes y lisas. Huevos con estructuras salientes con forma de cáliz invertido. Disco apical con el borde dentado. Superficie del huevo con poros uniformemente distribuidos del mismo tamaño que la corona de poros en la base de las estructuras. Diámetro de la base de la estructura de mayor tamaño que el diámetro del disco apical de las estructuras..... *M. hufelandi*
 - Lúnulas del cuarto par de patas muy grandes y dentadas, a veces, irregulares. Huevos con estructuras salientes con forma de cáliz invertido. Disco apical con el borde dentado.

Superficie del huevo lisa. Corona de poros en la base de las estructuras. Diámetro de la base de la estructura de mayor tamaño que el diámetro del disco apical de las estructuras...	<i>M. persimilis</i>
15.- Microplacoide pequeño o ausente.....	16
- Microplacoide grande.....	18
16.- Cutícula lisa, sin bandas de color.....	17
- Cutícula lisa con 9 bandas de color marrón.....	<i>M. baltatus</i>
17.- Lúnulas del mismo tamaño en todas las patas, lisas en los tres primeros pares de patas, y lisas o irregulares en el cuarto par de patas. Huevos con estructuras cónico bulbosas con la superficie reticulada. Superficie del huevo, entre las estructuras, con áreas poligonales.....	<i>M. areolatus</i>
- Lúnulas del cuarto par de patas de mayor tamaño que en los tres primeros pares de patas, todas ellas lisas. Huevos con estructuras cónicas con dos, tres o más puntas en el ápice, y cuya base presenta una corona de puntos. Superficie del huevo, entre las estructuras, lisa...	<i>M. orcadensis</i>
18.- Distancia entre el tercer macroplacoide y el microplacoide pequeña.....	19
- Distancia entre el tercer macroplacoide y el microplacoide grande.....	<i>M. richtersi</i>
19.- Lúnulas del mismo tamaño en todas las patas.....	20
- Lúnulas del cuarto par de patas de mayor tamaño que las de los tres primeros pares de patas.....	<i>M. lusitanicus</i>
20.- Huevos con estructuras cónicas o hemisféricas.....	21
- Huevos con estructuras con forma de cáliz invertido, cuyo ápice presenta formas irregulares. Hay una corona de puntos en la base de cada estructura.....	<i>M. furciger</i>
21.- Huevos con estructuras con forma cónica bulbosa y el ápice adelgazado. Superficie de las estructuras reticulada. Superficie del huevo, entre las estructuras, con puntos finos.....	<i>M. harmsworthi</i>
- Huevos con estructuras hemisféricas de superficie lisa. Superficie del huevo, entre las estructuras, con poros.....	<i>M. montanus</i>

5.3.3.- Descripción de las especies encontradas en la Sierra

Resultado del estudio hecho en la Sierra de Guadarrama se han encontrado 46 especies y dos subespecie del *phylum* Tardigrada, que se van a describir en este apartado. Para cada especie se va a hacer, en primer lugar, una descripción morfológica general que recoge aquellas características que se han resaltado en la bibliografía, partiendo siempre de las descripciones hechas por Ramazzotti y Maucci (1983) en su monografía. En un segundo punto, se describe el sustrato donde se ha encontrado cada especie en la Sierra, así como lo relativo a los tardígrados mismos (número de individuos, número de huevos, número de ejemplares de cada sexo, etc.). Esta información se presenta en tablas donde se indica: los puntos de muestreo y las muestras donde aparece cada especie, qué muestras faltan por estudiar y qué muestras no se han podido recoger en el campo, por no existir el sustrato en alguna época del año, el número de huevos y el número de individuos total y por sexo, en los casos en que se ha podido sexar. La identificación de la mayoría de los ejemplares se ha comprobado con preparaciones y fotografías de especímenes de la colección de tardígrados del Departamento de Biología Animal de la *Università degli studi di Modena e Reggio Emilia* (Italia). En tercer lugar, se detalla la variabilidad morfológica poblacional encontrada en los individuos hallados y analizados en este trabajo de la Sierra. En un cuarto punto, se especifican los requerimientos ecológicos de cada especie, los intervalos, para las variables ambientales estudiadas en la localidad de estudio, teniendo en cuenta que la altitud y el tipo de vegetación se han medido en cada punto de muestreo y el resto de las variables (temperatura, velocidad del viento, luminosidad, distancia desde el suelo hasta la muestra, peso seco, orientación y especie del musgo, liquen o árbol o arbusto de donde proviene la hojarasca) en cada muestra. Finalmente, en el cuarto y quinto puntos, se realiza una breve discusión taxonómica y un resumen de la distribución mundial y local, detallada en la Sierra con un mapa.

Los tardígrados recogidos y analizados durante el desarrollo de esta memoria, y en los que se basa gran parte de este apartado (Taxonomía), se encuentran depositados en la colección de Invertebrados no insectos del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (C.S.I.C.).

CLASE EUTARDIGRADA Marcus, 1927

Diagnosis de la Clase (según Ramazzotti y Maucci, 1983).

Carece del cirro A y de otros apéndices cefálicos.

No presenta placas dorsales en la cutícula.

Las diplouñas se diferencian en una rama principal y una secundaria.

ORDEN APOCHELA Schuster, Nelson, Grigarick y Christenberry, 1980

Diagnosis del Orden (según Ramazzotti y Maucci, 1983).

Tiene papilas cefálicas.

La rama principal y la rama secundaria de las uñas están completamente separadas.

La rama secundaria tiene dos o tres puntas.

El bulbo faríngeo carece de placoides.

FAMILIA MILNESIIDAE Ramazzotti, 1962

Diagnosis de la Familia (según Ramazzotti y Maucii, 1983).

Descripción idéntica a la del orden.

Género *Milnesium* Doyère, 1840

Diagnosis del Género (según Ramazzotti y Maucci, 1983).

Tiene 6 papilas y 6 lóbulos alrededor de la boca.

El tubo bucal es ancho, corto y rígido.

El soporte de los estiletes es corto y grueso.

Los estiletes tienen vainas en el tubo bucal.

El bulbo faríngeo carece de apófisis y placoides.

Las ramas de las diplouñas están separadas.

La rama secundaria de las diplouñas es corta y tiene dos o tres puntas.

Especie tipo: *Milnesium tardigradum* Doyère, 1840.

5.3.3.1.-*Milnesium tardigradum* Doyère, 1840

1.- Descripción morfológica

El cuerpo de los representantes de *Milnesium tardigradum* es largo y se estrecha en la región posterior. La cutícula es lisa (Figura 5.3.1.A) y, aparentemente, está segmentada por unos pliegues cuticulares con forma de anillo. Esta especie tiene variedades que presentan granulaciones o espinas dorsales en la cutícula (Ramazzotti y Maucci, 1983). La especie suele ser opaca y de color blanco o es transparente.

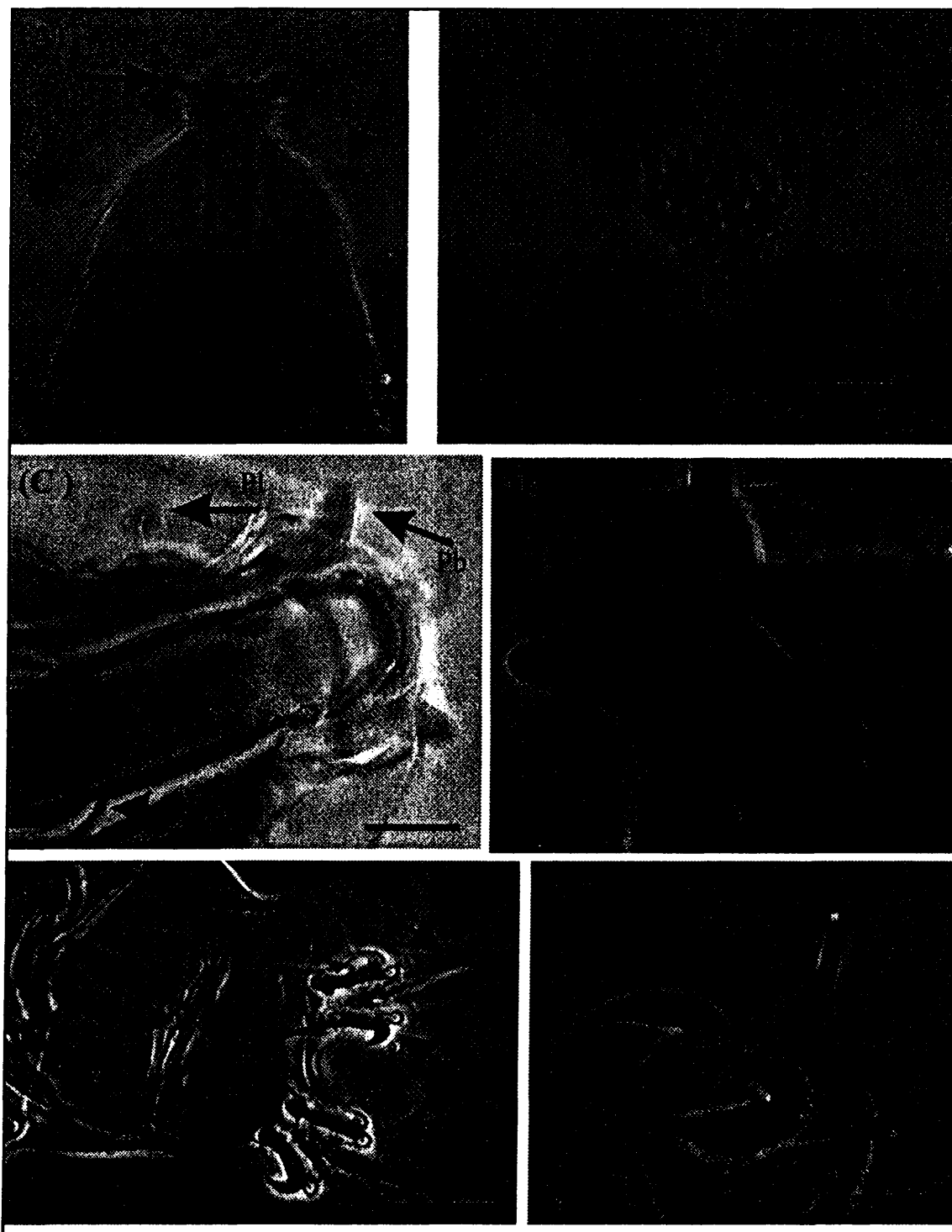


Figura 5.3.1: Imágenes de algunas estructuras de *Milnesium tardigradum*. (A) Región cefálica con el tubo bucal; (B) mancha ocular formada por un conjunto de puntos; (C) y (D) detalles del tubo bucal; (E) uñas del cuarto par de patas; y (F) uñas del primer par de patas de un macho. Pb = papilas bucales; Pl = papilas laterales; Ss = soporte de los etiletes; Rp = rama principal de las diplouñas; Rs = rama secundaria de la diplouñas. Barras (en A y E) = 0,05 mm; Barras (en B, C, D y E) = 0,01 mm.

Alrededor de la boca tiene 6 papilas pequeñas simétricas (Figura 5.3.1.A); las tres dorsales son más robustas que las tres ventrales. Más cerca de la boca y alternando con las papilas bucales hay 6 lóbulos; se cree que, al replegarse, podrían cerrar la apertura bucal (Ramazzotti y Maucci, 1983). Hay otras dos papilas en la región posterior de la cabeza en posición lateral o latero-ventral (Figura 5.3.1.A). También en la región cefálica están las manchas oculares (Figura 5.3.1.B), aunque no siempre (existen dudas sobre si la ausencia de las manchas oculares es real o producto del tratamiento al que se somete a los animales para su observación con el microscopio óptico; Ramazzotti y Maucci, 1983).

La boca es terminal. El tubo bucal es ancho y corto comparado con los tubos bucales de otros eutardígrados; según Ramazzotti y Maucci (1983) mide entre 10 y 25 μm (Figuras 5.3.1.C y 5.3.1.D). Los estiletes son cortos, finos y están curvados hacia el exterior. El soporte de los estiletes es fino (Figura 5.3.1.C). El bulbo faríngeo es largo, con forma de pera y no contiene placoides.

Los tres primeros pares de patas tienen longitudes similares y son equidistantes, mientras que el cuarto par está más separado del tercer par de patas y es más corto. Cada pata tiene diplouñas simétricas respecto al plano medio de la pata. La parte distal de la pata es bilobulada. Cada lóbulo porta una uña larga y estilizada, que es la rama principal de cada diplouña (Figura 5.3.1.E), y está provista de dos puntas accesorias pequeñas. En la base de cada lóbulo hay una uña corta y robusta, que es la rama secundaria de cada diplouña (Figura 5.3.1.E), y que termina en dos o tres puntas curvadas, incluyendo la propia rama secundaria. Presentan dimorfismo sexual ya que los machos tienen una rama secundaria en el primer par de patas simple, más corta y robusta (Figura 5.3.1.F) que la que tienen las hembras y los individuos juveniles, cuyas uñas son iguales en todas las patas y terminan en dos o tres puntas (Ramazzotti y Maucci, 1983). Las hembras sólo se pueden diferenciar de los individuos en estado juvenil por características adicionales, como por ejemplo, la presencia de huevos en el interior del cuerpo.

Esta especie pone en la exuvia hasta 18 huevos (Ramazzotti y Maucci, 1983), que son lisos, esféricos u ovalados, e incoloros, rosados o marrones.

2.- Material estudiado

La especie *Milnesium tardigradum* se ha encontrado en 54 puntos de muestreo y 128 muestras en la Sierra de Guadarrama; con un mínimo de una muestra por punto de muestreo hasta un máximo de siete (Tabla 5.3.1). De los 669 ejemplares que se han

Tabla 5.3.1: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Milnesium tardigradum*. T = número total de individuos encontrados; He = número de hembras; Ma = número de machos; J = número de individuos juveniles; Hu = número de huevos. Sombreado claro = muestras recogidas pero sin estudiar todavía; Sombreado oscuro = ausencia de muestra en el campo; Punto = punto de muestreo; MR = musgo de roca; LR = liquen de roca; MT = musgo de tronco; LT = liquen de tronco; H = hojarasca. Sólo se especifica donde hay cutículas si son el único representante de la especie en las muestras.

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.2	MR	89										89
	LR	12										12
	MT						68					68
	LT						17					17
	H						1	1				1
2.1	MR											0
	LR						1					1
	MT											
	LT						1					1
	H						1					1
2.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1	1				1
3.1	MR											0
	LR						1 cut					1
	MT											
	LT											0
	H											0
3.2	MR	1					7	1				8
	LR											
	MT											
	LT											
	H	7					2					9
3.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
4.1	MR	8		2			1					9
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1	1				1
4.2	MR	1										1
	LR						1					1
	MT											0
	LT						10	1				10
	H						1					1
4.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						2					2
5.1	MR	2					11					2
	LR											0
	MT											
	LT	3					1					4
	H						1					1
5.2	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											
6.3	MR											0
	LR		3									9
	MT											0
	LT											2
	H											1
7.1	MR											1
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
7.2	MR											0
	LR	1					12					13
	MT											
	LT											
	H	1										1
7.3	MR											0
	LR						2					2
	MT											0
	LT	1					3					4
	H	1										1
8.2	MR	1					1					2
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
8.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1	1				1
9.1	MR						1 cut					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											4
9.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H						1					1
10.1	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H						2					2
10.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						2					2
10.3	MR	3					2					5
	LR											
	MT											
	LT											
	H											

Tabla 5.3.1 (Continuación)

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
6.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
6.2	MR					1						1
	LR											
	MT											
	LT											
	H	7										7
12.1	MR					1						1
	LR					1						1
	MT											0
	LT											0
	H											0
13.1	MR											0
	LR											0
	MT	5				2						7
	LT					1						1
	H	7				2						9
13.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	4				1						5
13.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
15.1	MR	1		1		1						2
	LR					5	1			4		5
	MT											0
	LT											0
	H	1				1						2
15.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	3										3
16.2	MR	10				6						16
	LR	3				2						5
	MT											
	LT	1										1
	H											0
17.1	MR	2										2
	LR											0
	MT											
	LT					15			5	15		
	H					6						6
17.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
11.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT	6	1				6					12
	H						1					1
11.2	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2					1					3
20.2	MR											0
	LR						1					1
	MT											
	LT											
	H	1										1
21.1	MR	12		2			5		1			17
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
21.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	4					2					6
21.3	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT						1					1
	H											0
22.2	MR	2										2
	LR	3					2					5
	MT											
	LT						2					2
	H	3					5					8
22.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1					1					2
23.1	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT						1					1
	H											0
23.3	MR	1										1
	LR											
	MT											
	LT											
	H	30	6				20	5	1			50
24.1	MR						2					2
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2					3					5

Tabla 5.3.1 (Continuación)

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
18.1	MR	7					7					14
	LR	1					7			1		8
	MT	1					2					3
	LT											0
	H	19										19
18.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						43		1			43
19.1	MR						17					17
	LR	8					1					9
	MT											
	LT											
	H											0
19.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
19.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						4					4

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
24.2	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
24.3	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT						1					1
	H											0
25.1	MR											0
	LR	1 cut										1
	MT											0
	LT											0
	H											0
25.2	MR	12					3					15
	LR											
	MT											
	LT											
	H	16					6				3	22
25.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
N° Puntos Total		N° muestras estudiadas		N° ejemplares Primavera			N° ejemplares Otoño			Total		
54		128		315			354			669		

encontrado en dichas 128 poblaciones de la Sierra se han podido sexar 13 hembras, 17 machos y un ejemplar en estado juvenil (Tabla 5.3.1). Además, se han encontrado 13 cutículas, 5 de ellas con huevos en su interior (Tabla 5.3.1).

Ramazzotti y Maucci (1983) encontraron que entre las poblaciones de *Milnesium tardigradum* predominaban las hembras (25 hembras por cada macho), presumiblemente porque las hembras pueden reproducirse por partenogénesis (Marcus, 1929; Baumann, 1964). La relación hembras/machos que se ha encontrado en la Sierra de Guadarrama es de 0,8 hembras por cada macho. Puede que la diferencia entre los resultados de Ramazzotti y Maucci y los datos de la Sierra de Guadarrama de este trabajo, se deba a que en la Sierra se ha calculado con los ejemplares que se han podido sexar como hembras, y no con todos los ejemplares determinados como no machos, es decir, hembras e individuos en estado juvenil. La relación hembras-juveniles/machos en la Sierra de Guadarrama ha sido de 37 hembras o individuos juveniles por cada macho, un resultado más parecido al encontrado por Ramazzotti y Maucci.

Las 128 muestras de la Sierra de Guadarrama se han encontrado repartidas por todos los hábitats, sustratos y épocas de año que se han estudiado en este trabajo, aunque la especie ha sido más abundante en musgo de roca (MR) (Tabla 5.3.1). Las hem-

bras han aparecido en liquen de tronco y hojarasca en primavera (LTP y HP, respectivamente), y en liquen de roca y hojarasca en otoño (LRO y HO) (Tabla 5.3.1). Los machos se han hallado en MRP y en todos los hábitats y sustratos estudiados en otoño (Tabla 5.3.1).

Cinco de las trece cutículas encontradas tenían huevos en su interior (Tabla 5.3.1). Estos huevos eran redondeados, lisos y transparentes. En la Sierra se han encontrado desde 2 huevos por cutícula hasta 7, y han aparecido en MRO, LRP, LTO y HO (Tabla 5.3.1).

Se ha constatado que la especie *Milnesium tardigradum* es carnívora al hallarse en el intestino de algunos ejemplares: mastrax de Belloidea (Rotifera), protozoos, tubos bucales tipo *Hypsibius* y uñas tipo *Macrobiotus*.

3.- Variabilidad poblacional

La variabilidad morfológica encontrada entre los ejemplares de las diferentes muestras de la Sierra de Guadarrama afecta al número de puntas de la rama secundaria externa. En general, el número de estas puntas era constante en cada individuo. Sólo 3 ejemplares, de tres muestras distintas, presentaron 2 puntas en unas patas y 3 puntas en otras. Se han encontrado en HP, y en MRO y en LTO. Estos individuos aparecen mezclados en sus muestras respectivas con individuos con el número de puntas constante en todas sus patas. El 50,6% de las muestras tenían exclusivamente individuos con 2 puntas en la rama secundaria externa de todas sus patas; el 13,3% 3 puntas y el 36,1% ejemplares con 2 puntas mezclados con ejemplares con 3 puntas. Aparecieron individuos con 2 ó 3 puntas en todos los hábitats, sustratos y épocas del año estudiadas.

Algo más del 70% de los ejemplares estudiados presentaron ojos en la región posterior de la cabeza.

Además, en 9 de las 128 muestras encontradas había individuos que tenían el tubo bucal más pequeño respecto al tamaño del cuerpo, que el observado en la mayoría de los ejemplares encontrados en la Sierra. Estos ejemplares se han encontrado en otoño, excepto en una muestra de primavera. Las muestras de otoño son de HO, LTO y MRO, y la de primavera de HP. Sólo en dos de las nueve muestras había ejemplares con el tubo bucal normal mezclados con los ejemplares con el tubo bucal pequeño.

El tamaño entre los ejemplares de las poblaciones encontradas en la Sierra de Guadarrama variaron desde 385 hasta 1.957 μm , siendo la media 933 μm y la desviación estándar, 263 μm . El individuo identificado como juvenil medía 363 μm . El intervalo de la longitud total de esta especie fue más amplio que el encontrado por Ramazzotti y

Maucci (1983), que variaba entre 500 y 1.000 μm . En la Sierra se han encontrado muchas poblaciones de esta especie y mucha variedad en sus intervalos de tamaño. Los ejemplares únicos que conforman algunas poblaciones no llegaron, o superaron por poco, las 1.000 μm . Los machos encontrados en la Sierra de Guadarrama presentaban una longitud total que variaba entre 682 y 1.177 μm , mientras que los ejemplares estudiados por Ramazzotti y Maucci (1983) no superaban las 500 μm . El tamaño de las hembras encontradas en la Sierra estuvo entre 781 y 1.298 μm , un intervalo con límites algo superiores a los de los machos, aunque de amplitud similar.

4.- Autoecología

Los individuos estudiados de la especie *Milnesium tardigradum* en la Sierra han aparecido distribuidos por todo el intervalo de las variables estudiadas en el conjunto del estudio: altitud, temperatura, velocidad del viento, luminosidad, peso seco y distancia desde la muestra hasta el suelo (Tabla 5.3.2). La especie ha sido más frecuente en muestras cuya temperatura estaba entre 20 y 27 °C, sin viento (es decir, cuya velocidad media del viento es 0 m/s) y cuyo peso seco variaba entre 0,1 y 1,0 g (Tabla 5.3.2).

Tabla 5.3.2: Valores de las variables ambientales estudiadas donde se ha encontrado *Milnesium tardigradum*. Punto = punto de muestreo; Alt = altitud en metros; Veg = tipo de vegetación. Muestras: MRP = musgos de roca de primavera; MRO = musgos de roca de otoño; LRP = liquen de roca de primavera; LRO = liquen de roca de otoño; MTP = musgo de tronco de primavera; MTO = musgo de tronco de otoño; LTP = liquen de tronco de primavera; LTO = liquen de tronco de otoño; HP = hojarasca de primavera; HO = Hojarasca de otoño. T = temperatura en grados centígrados; Vv = velocidad media del viento en metros por segundo; L = luminosidad expresado en x100 luxes; Dist = Distancia desde el suelo hasta el lugar donde se recogió el material medido en centímetros (en el caso de la hojarasca esta distancia siempre es 0); Ps = peso seco del material recogido en gramos; Or = orientación específica de la muestra (N = norte, S = sur, E = este, O = oeste, NO = noroeste, NE = nordeste, SO = sudoeste, SE = sudeste, P = paralelo al suelo); Especie = especie de musgo, de liquen o del árbol de donde se ha recogido la hojarasca según la muestra.

Punto	Alt	Veg	Muestra	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.2	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	LRP	21	2,2	603	25	0,30	O	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
			MRP	21	2,2	603	25	0,53	O	<i>Grimmia laevigata</i>
			LRO	23	0	156	25	0,33	O	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			MRO	23	0	156	25	0,45	O	<i>Grimmia laevigata</i>
			MTO	22	0	15	10	0,99	NO	<i>Leucodon scoruoides</i>
2.1	1200	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	22	0	18	0	2,11	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			LRO	23	0	188	35	0,37	O	<i>Lasallia pustulata</i>
			LTO	22	0	13	88	0,27	N	<i>Pseudovernia furfuracea</i>
2.3	1400	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	21	0	51	0	1,00	P	<i>Pinus sylvestris</i>
3.1	1020	<i>Alnus glutinosa</i>	LRO	20	0	19	39	0,28	SO	<i>Parmelia saxatilis</i>
3.2	1180	<i>Cistus ladanifer</i>	HP	27	2,8	960	0	2,55	P	<i>Cistus ladanifer</i>
			MRP	24	0	47	27	0,39	O	<i>Grimmia trichophylla</i>
			HO	19	0	17	0	3,26	P	<i>Cistus ladanifer</i>
			MRO	19	0	60	27	0,68	O	<i>Grimmia trichophylla</i>
3.3	1160	<i>Quercus rotundifolia</i>	HO	21	0,2	207	0	1,48	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
4.1	1720	<i>Pinus nigra</i>	MRP	20	0	34	6	0,92	N	<i>Orthotrichum rupestre</i>
			HO	14	0,6	22	0	1,44	P	<i>Pinus nigra</i>
			MRO	17	1,5	121	13	2,46	N	<i>Ceratodon purpureus</i>
4.2	1500	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	20	0	55	40	0,80	O	<i>Hypnum cupressiforme</i>
			HO	16	0	24	0	1,60	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			LRO	16	0	32	45	0,26	O	<i>Lasallia pustulata</i>
			LTO	15	0	12	50	0,63	NE	<i>Physcia enteroxantha</i>
4.3	1240	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	21	0	19	0	1,70	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
5.1	1920	<i>Pinus sylvestris</i>	LTP	23	2,8	34	136	0,95	SE	<i>Pseudovernia furfuracea</i>
			MRP	25	2,1	852	66	0,90	NO	<i>Grimmia laevigata</i>
			HO	19	1	17	0	0,82	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			LTO	19	0	25	136	1,17	SE	<i>Pseudovernia furfuracea</i>

Tabla 5.3.2 (Continuación)

Punto	Alt	Veg	Muestra	T	Vv	L	Dist	Ps	Or.	Especie
5.2	2020	Pastizal	MRO	25	3	68	18	0,46	S	<i>Polytrichum juniperinum</i>
6.1	940	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	HP	21	0	50	0	0,88	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
6.2	920	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	26	0	234	0	0,99	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			MRO	20	0	107	60	0,56	P	<i>Grimmia laevigata</i>
6.3	960	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRP	22	2	90	9	0,54	E	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
			LRO	25	0	53	9	0,46	E	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
			LTO	25	0,6	26	64	0,04	O	<i>Physcia adscendens</i>
7.1	1040	Afloramiento rocoso	MRO	27	0	51	170	1,61	P	<i>Grimmia pulvinata</i>
7.2	1640	Pastizal	HP	27	2,8	690	0	1,63	P	<i>Retama sphaerocarpa</i> + césped
			MRP	27	0	75	19	1,29	N	<i>Ceratodon purpureus</i>
			MRO	25	0	292	19	0,71	N	<i>Orthotrichum lyelli</i>
7.3	960	<i>Pinus pinea</i>	HP	25	0	15	0	1,38	P	<i>Pinus pinea</i>
			LTP	25	1,1	187	22	0,35	O	<i>Pseudoevernia furfuracea</i>
			LRO	26	0	25	20	0,16	P	<i>Pseudoevernia furfuracea</i>
			LTO	26	0	12	22	0,77	O	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
8.2	1180	<i>Pinus pinea</i>	MRP	21	2,1	72	18	0,42	P	<i>Homalothecium sericeum</i>
			MRO	13	0	12	18	0,99	P	<i>Homalothecium sericeum</i>
8.3	1440	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus</i>	HO	13	0	12	0	0,74	P	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>
9.1	1120	Matorral xerófilo	HO	25	0	172	0	1,01	P	Césped + musgo
			MRO	25	0	296	37	0,94	O	<i>Grimmia pulvinata</i>
9.2	1120	Vegetación de ribera	HO	28	0	173	0	1,02	P	<i>Fraxinus sp.</i>
10.1	980	<i>Pinus pinea</i>	HO	17	0	26	0	0,76	P	<i>Pinus pinea</i>
10.2	840	Matorral xerófilo	HO	20	0	21	0	1,07	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
10.3	980	Matorral xerófilo	MRP	21	0	293	35	1,07	NO	<i>Grimmia laevigata</i>
			MRO	18	0	67	35	1,22	NO	<i>Grimmia laevigata</i>
11.1	1260	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus</i>	LTP	15	0	11	12	0,29	N	<i>Pseudoevernia furfuracea</i>
			HO	16	0	16	0	2,03	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			LTO	16	0	15	12	0,47	N	<i>Pseudoevernia furfuracea</i>
11.2	960	<i>Quercus rotundifolia</i>	LTP	24	2,2	139	82	0,61	N	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
			HO	20	0	90	0	0,62	P	<i>Juniperus communis</i>
			MRO	20	0	141	80	1,05	N	<i>Grimmia laevigata</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Alnus</i>	LRO	23	1,4	4	62	0,12	N	<i>Parmelina tiliaceae</i>
			MRO	24	1,3	18	51	0,93	P	<i>Hedwigia stellata</i>
13.1	1120	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	1,8	280	0	1,29	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			MTP	22	4,7	127	6	0,69	E	<i>Leucodon scoruoides</i>
			HO	21	0	103	0	0,72	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			LTO	21	0	93	30	0,26	E	<i>Parmelina tiliaceae</i>
			MTO	21	0	170	6	0,75	E	<i>Leucodon scoruoides</i>
13.2	1520	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus</i>	HP	15	0	31	0	1,74	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			HO	21	0,7	20	0	1,34	P	<i>Pinus sylvestris</i>
13.3	1060	<i>Cupressus sp</i> + <i>Q. rotundifolia</i> + <i>Q. pyrenaica</i>	HP	20	1,2	297	0	3,82	P	<i>Cupressus sp</i>
15.1	760	<i>Juniperus sp.</i>	HP	24	0	70	0	1,18	P	<i>Juniperus communis</i>
			MRP	27	0	390	7	0,60	P	<i>Tortula ruralis</i>
			HO	27	0	110	0	1,95	P	<i>Juniperus comunis</i>
			LRO	30	0	770	21	0,08	P	<i>Lecanora sp.</i>
			MRO	30	0	560	7	0,60	P	<i>Tortula ruralis</i>
15.2	840	Matorral xerófilo	HP	29	0	470	0	0,81	P	<i>Retama sphaerocarpa</i>
16.2	900	<i>Quercus rotundifolia</i> + Matorral xerófilo	LRP	26	1,3	700	21	0,56	N	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
			LTP	25	0,8	38	5	0,46	S	<i>Physcia tenella</i>
			MRP	26	1,3	719	11	0,74	N	<i>Grimmia trichophylla</i>
			LRO	18	0	51	21	0,49	N	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
			MRO	18	0	11	11	0,83	N	<i>Grimmia trichophylla</i>

Tabla 5.3.2 (Continuación)

Punto	Alt	Veg	Muestra	T	Vv	L	Diat	Ps	Or.	Especie
17.1	1120	<i>Cistus ladanifer</i>	HP	20	0	138	0	1,84	P	<i>Cistus ladanifer</i>
			HO	21	0	100	0	1,37	P	<i>Cistus ladanifer</i>
			LTO	21	0	525	36	0,23	SO	<i>Evernia prunastri</i>
17.3	1800	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	0	575	0	0,83	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
18.1	1040	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	19	2,2	54	0	1,46	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			LRP	21	0	499	3	0,48	P	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			MRP	21	0	235	4	0,16	SE	<i>Grimmia laevigata</i>
			MTP	10	1,5	47	60	0,40	N	<i>Orthotrichum rupestre</i>
			LRO	20	1,2	321	3	0,41	P	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			MRO	20	1,2	400	4	1,24	SE	<i>Grimmia laevigata</i>
			MTO	19	0	37	70	0,17	N	<i>Orthotrichum lyelli</i>
18.2	1060	<i>Quercus rotundifolia</i>	HO	15	0,9	50	0	0,97	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
19.1	1040	<i>Pinus pinea</i>	LRP	27	0	87	130	0,29	S	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			LRO	24	0	558	130	0,56	S	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
			MRO	23	0	450	134	0,68	P	<i>Grimmia pulvinata</i>
19.2	1160	<i>Pinus pinea</i>	HP	24	0	18	0	1,32	P	<i>Pinus pinea</i>
19.3	1220	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	18	0	6	0	0,91	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
20.2	1240	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Alnus</i>	HP	17	0	34	0	1,05	P	<i>Retama sphaerocarpa</i>
			LRO	15	0	50	49	0,70	P	<i>Pseudoevernia furfuracea</i>
21.1	1560	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	16	0	29	10	0,48	S	<i>Grimmia pulvinata</i>
			MRO	14	0,7	2	3	0,32	NE	<i>Grimmia pulvinata</i>
21.2	1280	Pastizal	HP	18	0	103	0	0,88	P	<i>Sarothamnus purgans</i> + musgo
			HO	16	0,1	425	0	1,06	P	<i>Sarothamnus purgans</i> + musgo
21.3	1400	<i>Pinus sylvestris</i>	LTO	12	0	0,27	16	0,41	O	<i>Melanella exasperata</i>
22.2	1000	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	25	1,1	80	0	1,86	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			LRP	26	1,6	82	36	0,95	O	<i>Cladonia foliacea</i>
			MRP	26	1,6	130	30	1,08	O	<i>Hypnum cupressiforme</i>
			HO	21	0	47	0	0,89	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			LRO	21	0	42	15	0,75	NE	<i>Pseudoevernia furfuracea</i>
			LTO	21	0	41	15	0,26	N	<i>Parmelina tiliaceae</i>
22.3	1160	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	HP	25	4	1050	0	0,46	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	20	0,7	79	0	0,30	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
23.1	920	<i>Pinus pinea</i>	LTO	18	1,2	16	20	0,10	N	<i>Pseudoevernia furfuracea</i>
23.3	1040	<i>Cistus populifolius</i>	HP	18	0	65	0	0,96	P	<i>Cistus populifolius</i>
			MRP	17	0	128	6	0,96	O	<i>Ceratodon purpureus</i>
			HO	16	0,5	260	0	1,67	P	<i>Cistus populifolius</i>
24.1	880	<i>Pinus pinea</i>	HP	25	0	128	0	1,33	P	<i>Pinus pinea</i>
			HO	19	0	47	0	0,79	P	<i>Pinus pinea</i>
			MRO	19	0	170	28	0,62	P	<i>Tortella tortuosa</i>
24.2	880	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Alnus glutinosa</i>	HP	21	1,3	200	0	4,18	P	<i>Alnus glutinosa</i>
			MRO	16	0	42	0,5	1,56	N	<i>Racomitrum affine</i>
24.3	1000	<i>Cistus ladanifer</i>	LTO	16	0	26	19	0,77	P	<i>Evernia prunastri</i>
25.1	920	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRP	18	1,5	21	57	0,36	E	<i>Parmelina tiliaceae</i>
25.2	760	<i>Juniperus sp.</i>	HP	20	1	96	0	1,94	P	Herbaceas
			MRP	20	1,5	83	16	0,43	O	<i>Racomitrum heterostichum</i>
			HO	17	0	140	0	0,38	P	Herbaceas
			MRO	18	0	161	14	0,61	N	<i>Racomitrum heterostichum</i>
25.3	680	Matorral xerófilo	HO	17	0	280	0	0,58	P	Herbaceas

Se han encontrado ejemplares en casi todos los tipos de vegetación, incluidos aquellos que podían parecer de zonas con condiciones más extremas, como por ejemplo, las zonas de matorral xerófilo o los pastizales de alta montaña (Tabla 5.3.2), aunque aparecieron con más frecuencia en pinares (de *Pinus sylvestris* y de *Pinus pinea*), en dehesas y en robledales.

Milnesium tardigradum ha aparecido habitualmente en las muestras con *Macrobiotus richtersi*, *Ramazzottius oberhaeuseri*, *Hypsibius dujardini*, *Hypsibius convergens* y *Echiniscus blumi*. En la biocenosis cohabitaba, prácticamente siempre, con ácaros, nematodos y rotíferos, y ha sido menos frecuente encontrar colémbolos y larvas de dípteros quironómidos.

5.- Discusión

La especie *Milnesium tardigradum* se distingue de *Milnesium tetralamellatum* y *Milnesium eurytomum*, por tener 6 lamelas bucales y el tubo bucal del mismo diámetro en toda su longitud (Tabla 5.5.3; Figuras 5.3.3.A y 5.3.3.C). Estos caracteres no la diferencian de *Milnesium brachyungue*, de la que se distingue porque la apertura bucal es normal y no ancha, y el aspecto de las uñas es largo y no corto (Tabla 5.3.3), aunque estos dos caracteres son difíciles de apreciar. *Milnesium tardigradum*, *Milnesium eurytomum* y *Milnesium brachyungue*, tienen 6 lamelas bucales, lo que las diferencia de *Milnesium tetralamellatum* que tiene 4 lamelas (Tabla 5.5.3).

6.- Distribución

Milnesium tardigradum ha aparecido en todos los continentes, excepto en el Ártico y por ello es considerada cosmopolita (McInnes, 1994). La localidad tipo de la especie se encuentra en Francia. Había sido citada ya en varias ocasiones en Portugal (en las siguientes regiones: Algarve, Alto Alentejo, Bajo Alentejo, Beira Alta, Beira Baja, Beira Litoral, Duero Litoral, Estremadura, Miño, Ribatejo, Tras os Montes y Alto Duero) (Da Cunha, 1941; Fontoura, 1981 y 1982; Maucci y Durante Pasa, 1984a y 1985), en España (en las siguientes comunidades autónomas: Aragón, Castilla La Mancha, Cataluña, Madrid e Islas Canarias) (Heinis, 1908; Rodríguez Roda, 1947a, 1949 y 1952; Mihelcic, 1954; Lewin Osorio, 1984) y en Gibraltar (Rodríguez Roda, 1952). De igual forma se había encontrado ya en dos ocasiones en la Comunidad de Madrid. Una muestra (de musgo de roca a 1800 m de altitud) fue recogida en la carretera que une el Puerto de Cotos con el Puerto de Navacerrada (cerca del punto muestreo 4.1 del presente trabajo) (Rodríguez Roda, 1949). La otra muestra, de hojarasca, se recogió en el Pardo (Mihelcic, 1954).

Tabla 5.3.3.: Comparación de los caracteres diagnósticos de las especies del género *Milnesium*. 1 = Maucci, 1991b; 2 = información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983; 3 = Pilato y Binda, 1991c.

	<i>Milnesium eury stomum</i> ¹	<i>Milnesium tardigradum</i> ²	<i>Milnesium brachyungue</i> ²	<i>Milnesium tetralamellatum</i> ³
Tubo bucal	Con forma de embudo	Con el mismo diámetro en toda su longitud	Con el mismo diámetro en toda su longitud	Con el mismo diámetro en toda su longitud
Número de lamelas bucales	6	6	6	4
Sedas sobre los lóbulos bucales	Presentes, siempre	Presentes, a veces	Presentes	Presentes
Apertura bucal	Ancha	Normal	Ancha	Ancha
Estiletes	Cortos y robustos	Cortos y frágiles	Cortos y frágiles	Cortos y frágiles
Soporte de los estiletes	Grueso	Fino	Fino	Fino
Tamaño de las uñas	Largo	Largo	Corto	Largo
Rama secundaria de las díplouñas	Con un engrosamiento bulboso en la base	Con el mismo grosor en toda su longitud	Con el mismo grosor en toda su longitud	Con un engrosamiento bulboso en la base

En la Figura 5.3.2 se presenta la distribución de la especie *Milnesium tardigradum* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Se observa que ésta es muy amplia; de hecho, aparece en todas las cuadrículas estudiadas.

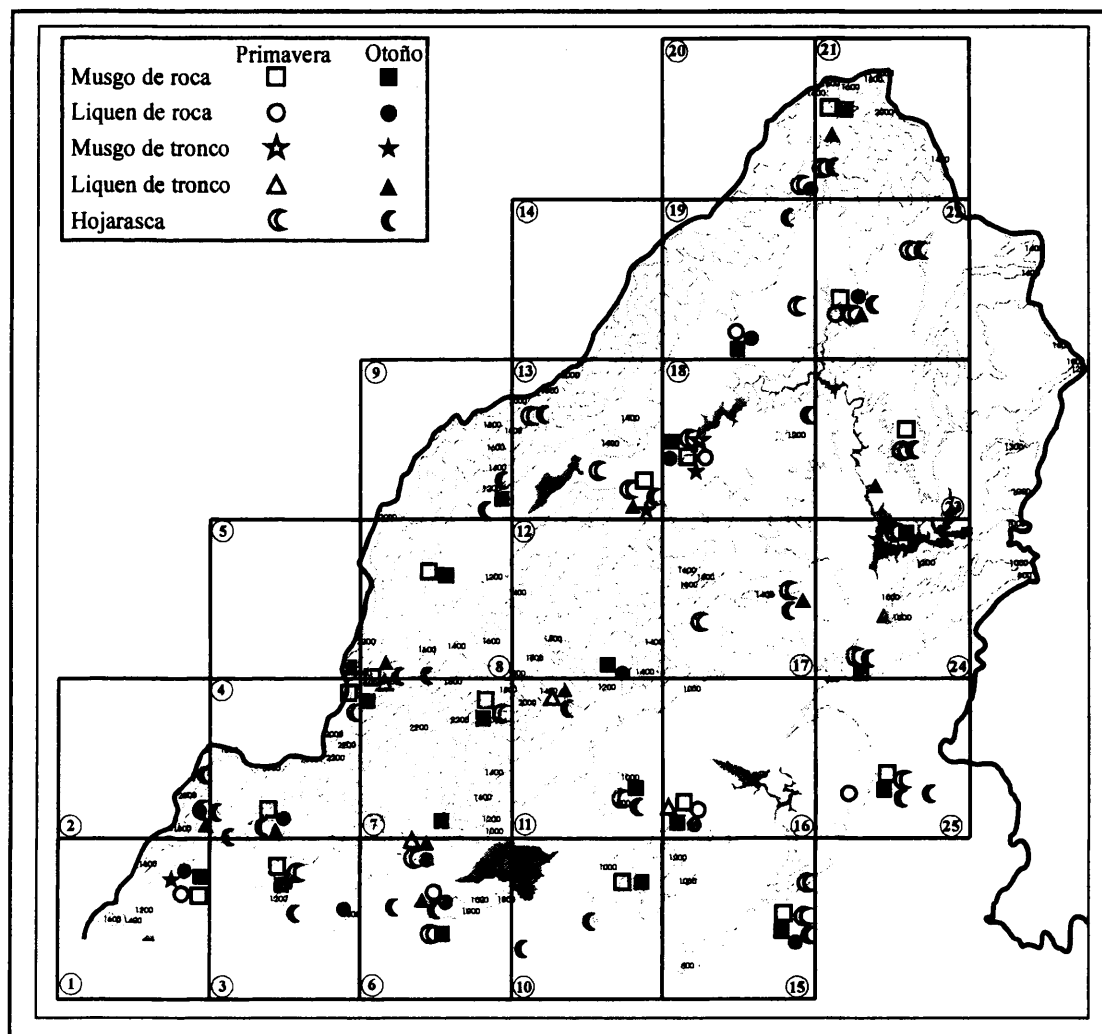


Figura 5.3.2: Distribución de *Milnesium tardigradum* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.2.- *Milnesium eury stomum* Maucci, 1991b

1.- Descripción morfológica

El cuerpo de los ejemplares de esta especie es fusiforme y se estrecha en la región caudal. La cutícula es lisa.

En la región cefálica tiene 6 papilas bucales redondeadas, y otras dos papilas laterales en la región posterior de la cabeza (Figura 5.3.3.A). Las manchas oculares son pequeñas y están formadas por un conjunto de puntos negros.

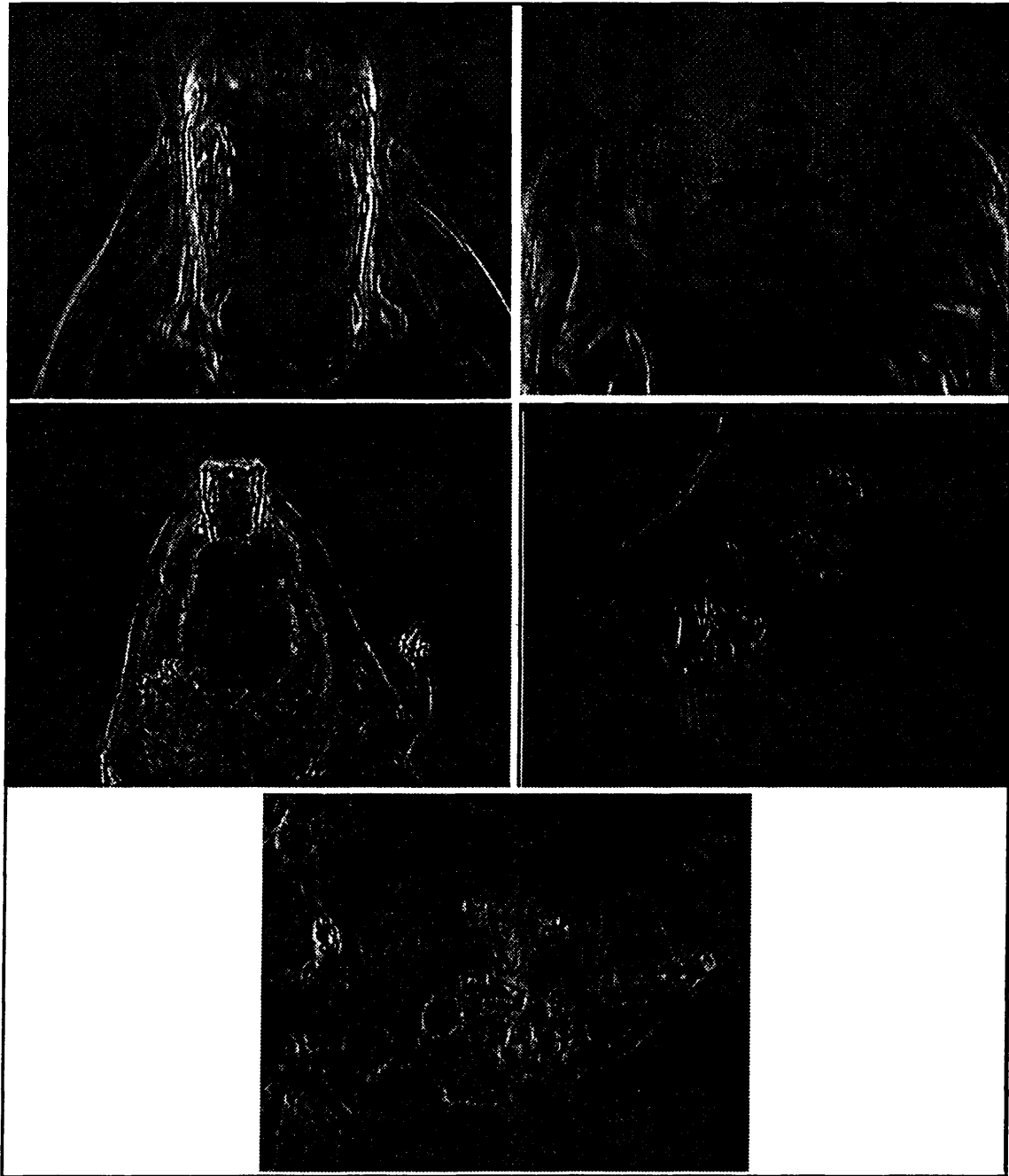


Figura 5.3.3: Imágenes de *Milnesium eury stomum*. (A) Tubo bucal; (B) lamelas alrededor de la apertura bucal; (C) aparato bucofaringeo; (D) uñas del cuarto par de patas; y (E) contenido estomacal de un individuo con tubos bucales de otros eutardígrados y mastrax de rotífero en su interior. Pb = papilas bucales; Pl = papilas laterales. Barras (en A, B, D y E) = 0,01 mm, Barra (en C) = 0,05 mm.

La apertura bucal es grande comparada con la que presentan otros eutardígrados -en el holotipo mide 60 μm (Maucci, 1991b)- y se obstruye mediante 6 lóbulos aplastados y redondeados; cada uno de estos lóbulos tiene una corona de sedas adheridas a la superficie interna (Figura 5.3.3.B). El tubo bucal es corto -en el holotipo mide 70 μm (Maucci, 1991b)- y tiene forma de embudo (Figura 3.5.3.A y 3.5.3.C) -el diámetro máximo en el holotipo es de 56 μm y el diámetro mínimo es de 36 μm (Maucci, 1991b). Los estiletes son cortos y gruesos con una furca visible. El soporte de los estiletes es grueso y termina en un gran cóndilo. El bulbo faríngeo es grande, piriforme y no contiene placoides (Figura 3.5.3.C).

Los tres primeros pares de patas tienen longitudes similares y son equidistantes, mientras que el cuarto par está más separado del tercer par de patas y es más corto. Cada pata tiene diplouñas asimétricas respecto al plano medio de la pata. La parte distal de la pata es bilobulada (Figura 5.3.3.D). Cada lóbulo porta una uña larga y estilizada, que es la rama principal de cada diplouña, y está provista de dos puntas accesorias pequeñas (Figura 5.3.3.D). En la base del lóbulo hay una uña corta y robusta que es la rama secundaria de cada diplouña y que termina en dos o tres puntas curvadas, incluyendo la propia punta de la rama secundaria (Figura 5.3.3.D). Presentan dimorfismo sexual; los machos exhiben una rama secundaria del primer par de patas simple, corta y robusta, mientras que en las hembras y en los individuos juveniles, las uñas son iguales en todas las patas y terminan en dos o tres puntas (Ramazzotti y Maucci, 1983). Las hembras, por lo tanto, sólo se pueden diferenciar de los individuos en estado juvenil por características adicionales, como por ejemplo, la presencia de huevos en el interior del cuerpo.

Los huevos de esta especie son lisos y los dejan en el interior de la exuvia después la muda.

2.- Material estudiado

Milnesium eury stomum se ha encontrado en 2 puntos de muestreo y en 4 muestras (Tabla 5.3.4), dos en cada punto de muestreo. En las 4 poblaciones (entendiendo como población todos los ejemplares de una especie en una muestra, de un punto de muestreo y en una determinada época del año) se han encontrado 19 individuos, hembras o individuos en estado juvenil, ya que no presentaban las uñas típicas de los machos en el primer par de patas. Dos de las 4 poblaciones de *Milnesium eury stomum* han aparecido en primavera y dos en otoño (Tabla 5.3.4). Las poblaciones de primavera se han hallado en

musgo de roca y de tronco (MR y MT, respectivamente), mientras que las de otoño se han encontrado en liquen de tronco y en hojarasca (LT y H) (Tabla 5.3.4).

Tabla 5.3.4: Número de individuos encontrados en cada muestra de la especie *Milnesium eurystomum*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
4.1	MR	7										7
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
4.2	MR											0
	LR											0
	MT	2										2
	LT						9					9
	H											0
Nº Puntos Total	Nº muestras estudiadas	Nº ejemplares Primavera					Nº ejemplares Otoño					Total
2	4	9					10					19

No se han encontrado huevos que se hayan podido asignar a la especie, ya que los huevos aparecen dentro de las cutículas mudadas y éstas carecen de aparato buco faríngeo que permita su asignación a una especie determinada. Sólo cuando hay una única especie de una familia determinada en la población se puede asegurar la especie a la que pertenece el huevo.

El contenido estomacal ha podido verse por transparencia en algunos individuos y en esos casos se ha observado la presencia de mastrax (parte del aparato bucal) de Belloidea (Rotifera), protozoos, tubos bucales tipo *Hypsibius* y tipo *Macrobiotus* y varias uñas tipo *Hypsibius* y *Macrobiotus* (Figura 5.3.3.E). Esto indica que *Milnesium eurystomum* es una especie carnívora que incluso se alimenta de especímenes de su misma clase (Eutardigrada).

3.- Variabilidad poblacional

Los individuos de las diferentes muestras de *Milnesium eurystomum*, encontradas en la Sierra de Guadarrama, se diferencian por el número de puntas en la rama secundaria externa, número que se ha encontrado constante en todas las patas del individuo. En dos muestras todos los ejemplares tenían tres puntas, en una muestra aparecían mezcla-

dos ejemplares con dos y tres puntas, y en la muestra en la que sólo se ha encontrado un ejemplar, éste tenía dos puntas.

Doce de los 19 individuos estudiados presentaban manchas oculares.

El tamaño de los ejemplares de las poblaciones encontradas en la Sierra variaba desde 836 hasta 2.112 μm , siendo la media 1.789 μm y la desviación estándar 298 μm . Parece que los individuos de las poblaciones de la Sierra de Guadarrama son grandes en general, si se comparan con el holotipo que se encontró en Groenlandia que medía 930 μm de longitud (Maucci, 1991). En tres de las cuatro poblaciones estudiadas el tamaño mínimo superó los 1.300 μm , incluso tres ejemplares de musgo y liquen de tronco (MT y LT) superaron las 2.000 μm . El único ejemplar hallado en la población de hojarasca tenía una longitud inferior a 1.000 μm .

4.- Autoecología

En la Tabla 5.3.2 se presentan los valores de las variables ambientales estudiadas donde se ha encontrado la especie *Milnesium eury stomum*. Los ejemplares estudiados de esta especie se han localizado en intervalos de altitud y temperatura intermedios (Tabla 5.3.5) si se comparan con los intervalos totales obtenidos en el presente estudio (a saber, la altitud entre 680 y 2.240 m y la temperatura entre 12 y 30 °C). Sin embargo, los valores de velocidad media del viento, luminosidad y peso seco del material recogido (Tabla 5.3.5) son bajos comparándolos con los intervalos totales del estudio (velocidad del viento = 0-5,9 m/s; luminosidad = 0,08x100-1.050x100 luxes; distancia = 0-170 cm; peso seco = 0,035-4,76 g).

Milnesium eury stomum se ha encontrado únicamente en pinares, de *Pinus sylvestris* y de *Pinus nigra* (Tabla 5.3.5).

La especie *Milnesium eury stomum* tan sólo ha aparecido con *Milnesium tardigradum* en dos de las poblaciones estudiadas. Es frecuente que en la biocenosis hayan aparecido ácaros, nematodos y rotíferos junto con esta especie, al margen de cuál fuera el sustrato del que procediera la población.

Tabla 5.3.5: Valores de las variables ambientales estudiadas donde se ha encontrado *Milnesium eury stomum*. Abreviaturas como en Tabla 5.3.2.

Punto	Alt	Veg	Muestra	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
4.1	1790	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	20	0	34	6	0,91	N	<i>Orthotrichum rupestre</i>
			HO	14	0,6	22	0	1,44	P	<i>Pinus sylvestris</i>
4.2	1482	<i>Pinus nigra</i>	MTP	20	0	45	48	0,32	NE	<i>Hypnum cupressiforme</i>
			LTO	15	0	12	50	0,63	NE	<i>Physconia enteroxantha</i>

5.- Discusión

La especie *Milnesium eury stomum* se distingue de las otras tres especies del género, *M. tardigradum*, *M. brachyungue* y *M. tetralamellatum*, por la forma de embudo de su tubo bucal (Figura 5.3.3.A y 5.3.3.C), así como por algunos otros detalles menores que pueden observarse en la Tabla 5.3.3, donde también se detallan la semejanzas entre esta especie y las demás integrantes del género. Todas las especies del género se parecen mucho entre sí y algunas de las diferencias que presentan, en estructuras como las uñas, los estiletes, etc., son difíciles de apreciar.

Milnesium eury stomum es una especie del género *Milnesium* que tiene 6 lamelas bucales (Figura 5.3.3.B y 5.3.3.A), como *M. tardigradum* y *M. brachyungue*, mientras que *M. tetralamellatum* es la única especie del género con 4 lamelas bucales en vez de 6 (Tabla 5.5.3), lo que la diferencia tanto de *Milnesium eury stomum* como del resto de las especies del género.

6.- Distribución

La especie *Milnesium eury stomum* ha sido citada en la Antártida (se descubrió en Groenlandia) y en Sudamérica. Se ha encontrado por primera vez en Europa en este estudio realizado en la Sierra de Guadarrama y se trata, por tanto, de una nueva cita para la Península Ibérica y para la Comunidad de Madrid.

En la Figura 5.3.4 se presenta la distribución de la especie *Milnesium eury stomum* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Se puede observar que se restringe a una pequeña área del oeste de la zona considerada.

5.3.3.3.- *Milnesium tetralamellatum* Pilato y Binda, 1991

1.- Descripción morfológica

El cuerpo de los individuos de esta especie es largo y se estrecha en la región posterior, como en las otras especies del género *Milnesium*. La cutícula es lisa. Los individuos vivos son de color rojizo.

En la región cefálica tienen 6 papilas bucales y 2 laterales (Figura 5.3.5.A), localizadas estas últimas en una zona posterior de la cabeza. Alrededor de la boca, y más cerca de ésta que las papilas, hay 4 lamelas con forma triangular y longitudinalmente rayadas en la base (Figura 5.3.5.B y 5.3.5.C). También en esta región cefálica están las manchas oculares.

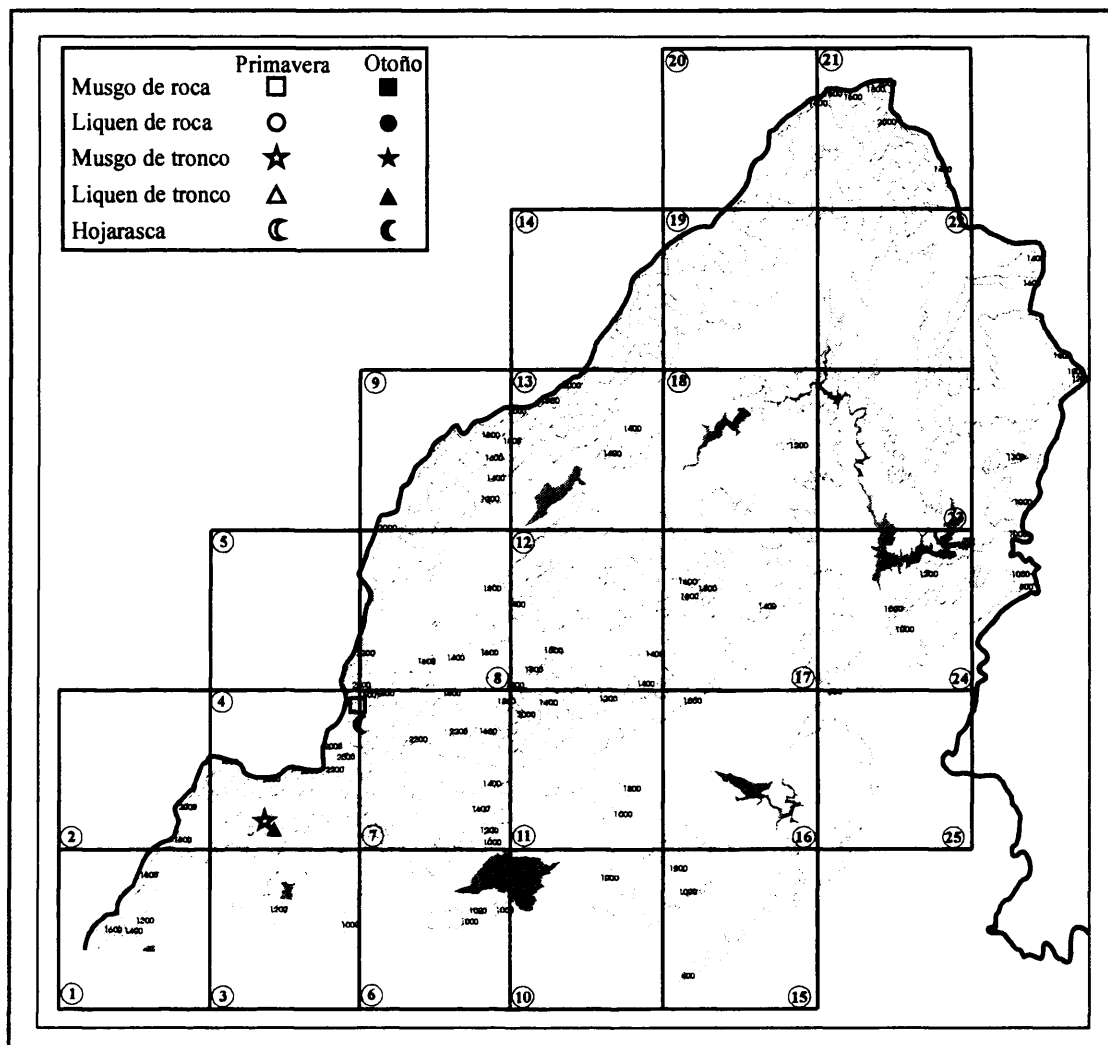


Figura 5.3.4: Distribución de *Milnesium euryostomum* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

El tubo bucal es ancho, según Pilato y Binda (1991c) en especímenes con 645 μm de longitud total, mide 22 μm de ancho. Las vainas de los estiletes son largas (Figura 5.3.5.A). Las furcas de los estiletes son triangulares (Figura 5.3.5.D). El bulbo faríngeo es piriforme y no contiene placoides.

Las uñas son similares a las exhibidas por *Milnesium tardigradum*. La rama principal de cada uña tiene dos pequeñas puntas accesorias. La base de la rama secundaria tiene un engrosamiento redondeado. Presenta dimorfismo sexual, ya que los machos tienen un gancho robusto con forma de espuela en la base de la rama secundaria en los tres primeros pares de patas. El resto de las uñas es igual en machos, hembras e individuos juveniles.

No se han encontrado huevos de esta especie.

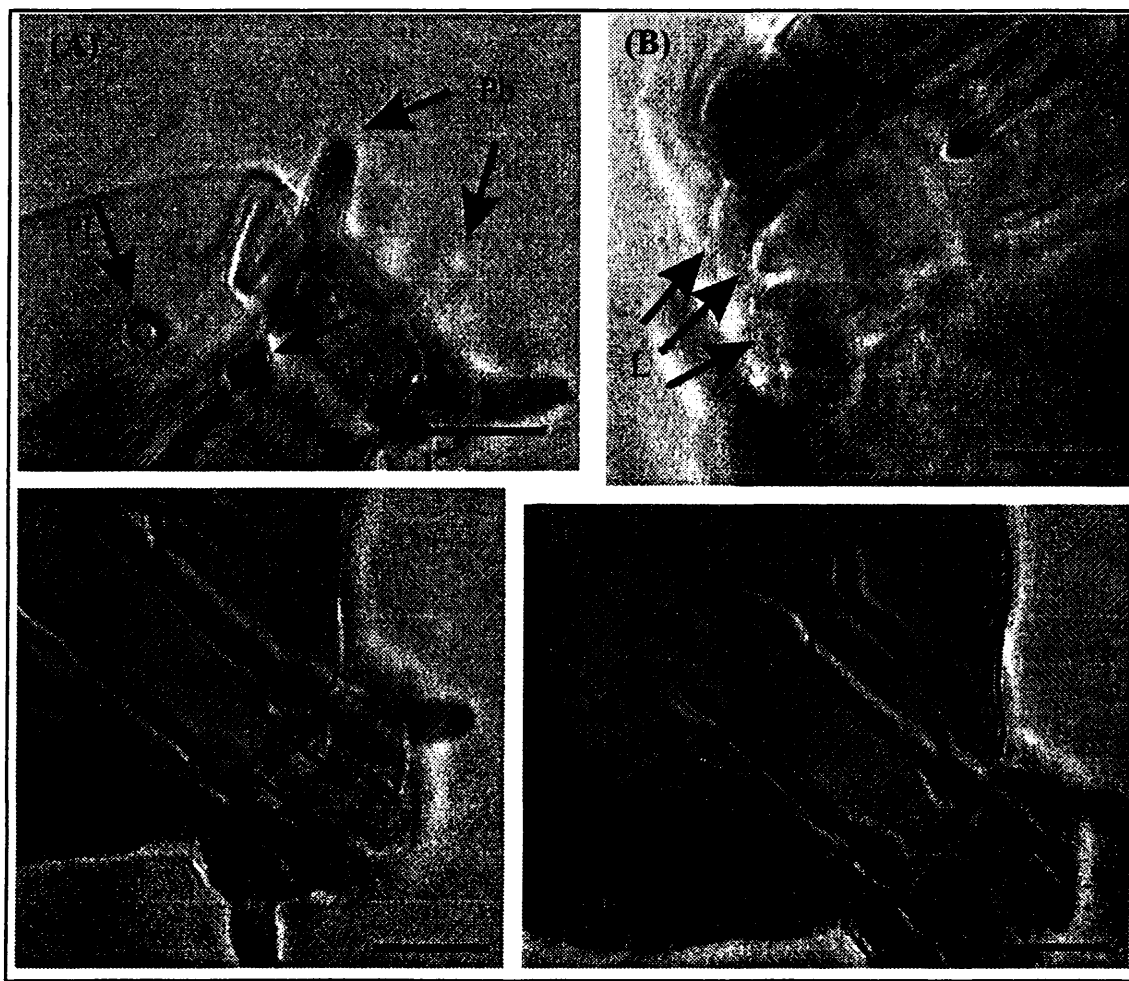


Figura 5.3.5: Imágenes de algunas estructuras del tubo bucal de *Milnesium tetralamellatum*. Pb = papilas bucales; Pl = papilas laterales; vs = vaina de los estiletes; L = lamelas; F = furca de los estiletes. Barras = 0,01 mm.

2.- Material estudiado

La población hallada está compuesta por 3 individuos que no se han podido sexar. La muestra es de hojarasca y de otoño (Tabla 5.3.6).

Tabla 5.3.6: Número de individuos encontrados en cada muestra de la especie *Milnesium tetralamellatum*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
20.2	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT											
	H						3					3
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
1	1	0					3					3

3.- Variabilidad poblacional

La variabilidad de esta especie, como en las otras del género, se presentó en el número de puntas en la rama secundaria de la uña externa. De los tres ejemplares estudiados, dos tenían 3 puntas y uno tenía 2. Los 3 individuos tenían manchas oculares.

El tamaño de los ejemplares de la población que se ha encontrado en la Sierra variaba desde 1.034 hasta 1.595 μm , siendo la media 1.221 μm y la desviación estándar 323 μm . Un tamaño muy superior al encontrado en el holotipo y el paratipo (macho), con longitudes respectivas de 739 μm y 396 μm (Pilato y Binda, 1991). Comparado con el intervalo de longitud de las otras dos especies del género encontradas en la Sierra, *Milnesium eury stomum* y *Milnesium tardigradum*, se observó que era la única cuyo límite inferior del intervalo es superior a 1.000 μm , mientras que el límite superior quedaba muy por debajo del de las otras dos especies (2.112 y 1.957 μm , respectivamente), aunque hay que tener en cuenta el tamaño reducido de la población.

4.- Autoecología

Los valores de las variables ambientales donde ha aparecido *Milnesium tetralamellatum* se presentan en la Tabla 5.3.7. En dicha muestra *Milnesium tetralamellatum* apareció junto a *Macrobiotus hyperboreus*. En la biocenosis también se encontraron ácaros, nematodos, rotíferos, colémbolos y larvas de dípteros.

5.- Discusión

Tabla 5.3.7: Valores de las variables ambientales estudiadas donde se ha encontrado la especie *Milnesium tetralamellatum*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Punto	Alt	Veg	Muestra	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
20.2	1240	Matorral xerófilo	HO	15	0	13	0	0,37	P	<i>Retama sphaerocarpa</i>

La especie *Milnesium tetralamellatum* se distingue claramente de las otras tres especies del género por tener 4 lamelas bucales en vez de 6 (Tabla 5.3.3). *Milnesium eury stomum*, con 6 lamelas, se distingue del resto por tener el tubo bucal con forma de embudo y *Milnesium tardigradum*, también con 6 lamelas, se diferencia por tenerlo del mismo diámetro en toda su longitud (Tabla 5.3.3). *Milnesium tardigradum* y *Milnesium brachyungue* no son fácilmente distinguibles porque los caracteres que las diferencian son difíciles de apreciar (Tabla 5.3.3.).

6.- Distribución

Milnesium tetralamellatum sólo se había citado en África (la localidad tipo está cerca del volcán Ngorongoro en Tanzania), donde fue descubierta. Es la primera vez que se encuentra la especie en Europa, en la Península Ibérica y, por lo tanto, en la Comunidad de Madrid.

En la Figura 5.3.6 se presenta la distribución de la especie *Milnesium tetralamellatum* en la Sierra de Guadarrama, que se restringe a un punto en el norte de la zona estudiada.

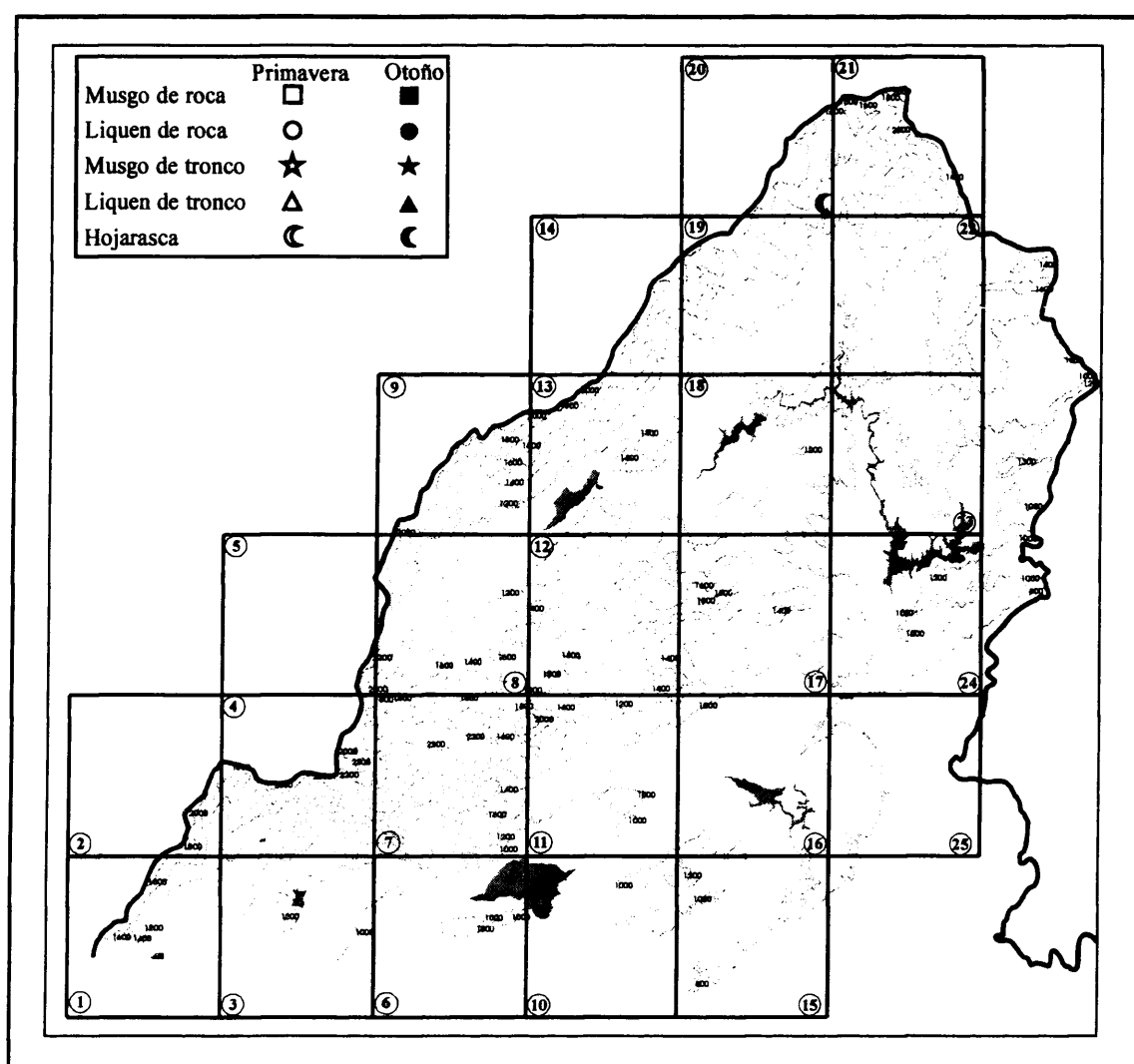


Figura 5.3.6: Distribución de *Milnesium tetralamellatum* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

ORDEN PARACHELA Schuster, Nelson, Grigarick y Christenberry, 1980

Diagnosis del Orden (según Ramazzotti y Maucci, 1983).

No tiene papilas cefálicas.

Las uñas, denominadas diplouñas, están formadas por una rama principal y una rama secundaria unidas.

FAMILIA HYPsIBIIDAE Pilato, 1969

Diagnosis de la Familia (según Ramazzotti y Maucci, 1983).

Las diplouñas son asimétricas respecto al plano medio de la pata; secuencia de las ramas 2121.

Género *Astatumen* Pilato, 1997

Diagnosis del Género (Pilato, 1997).

No tiene ni lamelas ni *papulae* alrededor de la boca.

El aparato bucofaríngeo está dividido en una región anterior rígida (tubo bucal) y una porción posterior flexible (tubo faríngeo), que está provista de un engrosamiento con forma de espiral.

El tubo bucal no tiene lámina ventral y es muy corto.

El aparato bucofaríngeo no tiene soporte de los estiletes.

Los apéndices para la inserción de los músculos de los estiletes tienen forma de "cresta ancha y plana" y son simétricos respecto al plano frontal.

Los procesos caudales de las apófisis son finos y se dirigen hacia los laterales.

La furca de los estiletes es pequeña.

El bulbo faríngeo no tiene apófisis y contiene un placoide largo que no está dividido, denominado *listerelle*.

Las diplouñas son de tipo *hypsibius* y no tienen lúnulas.

Los huevos son lisos y los ponen dentro de la exuvia.

Especie tipo: *Astatumen trinacriae* (Arcidiacono, 1962) [antes *Itaquascon trinacriae* Arcidiacono, 1962]

5.3.3.4.- *Astatumen trinacriae* (Arcidiacono, 1962)

Sinonimias: *Itaquascon trinacriae* Arcidiacono, 1962

1.- Descripción morfológica

El cuerpo de los individuos de esta especie es estilizado y se estrecha en la región anterior. La cutícula es lisa.

No tienen manchas oculares en la región cefálica.

El aparato bucofaríngeo está dividido en un tubo bucal, rígido, y en un tubo faríngeo, flexible (Figura 5.3.7.A). La estructura con forma de espiral del tubo faríngeo es más visible en la región posterior del tubo, cerca del bulbo faríngeo. El aparato bucofaríngeo es largo, mide entre 30 y 35 μm (Ramazzotti y Maucci, 1983). No tiene soporte de los estiletes. El bulbo faríngeo es largo, no tiene apófisis, pero sí tiene un único pla-coide, denominado *listerelle* (Figura 5.3.7.A).

Las diplouñas externa e interna de cada pata son diferentes entre sí, aunque ambas son de tipo *hypsibius* (Figura 5.3.7.B). La diplouña externa es en general más estilizada que la interna, que es más robusta. La rama principal de la diplouña externa es muy larga, fina y curvada (Figura 5.3.7.C) y se ensancha cerca de la base mientras que la rama principal de la diplouña interna es más robusta y corta (Figura 5.3.7.C). En la base de las diplouñas internas del segundo y tercer par de patas hay barreras cuticulares (Figuras 5.3.7.C y 5.3.7.D), aunque a veces no están presentes (Ramazzotti y Maucci, 1983). La rama principal de las diplouñas externa e interna tiene dos puntas accesorias.

No se conocen los huevos de esta especie.

2.- Material estudiado

Astatumen trinacriae se ha encontrado en 13 puntos de muestreo y 14 muestras, con una o dos muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.8). En las 14 poblaciones de la Sierra se han contabilizado 46 individuos, de los que sólo se han podido sexar 2 machos hallados en hojarasca en muestras de primavera. Las 14 muestras de *Astatumen trinacriae* fueron localizadas en HP, HO, MRP y MRO (Tabla 5.3.8). Además, se han encontrado dos cutículas vacías en hojarasca de otoño.

No se han detectado huevos que se hayan podido asignar a la especie.

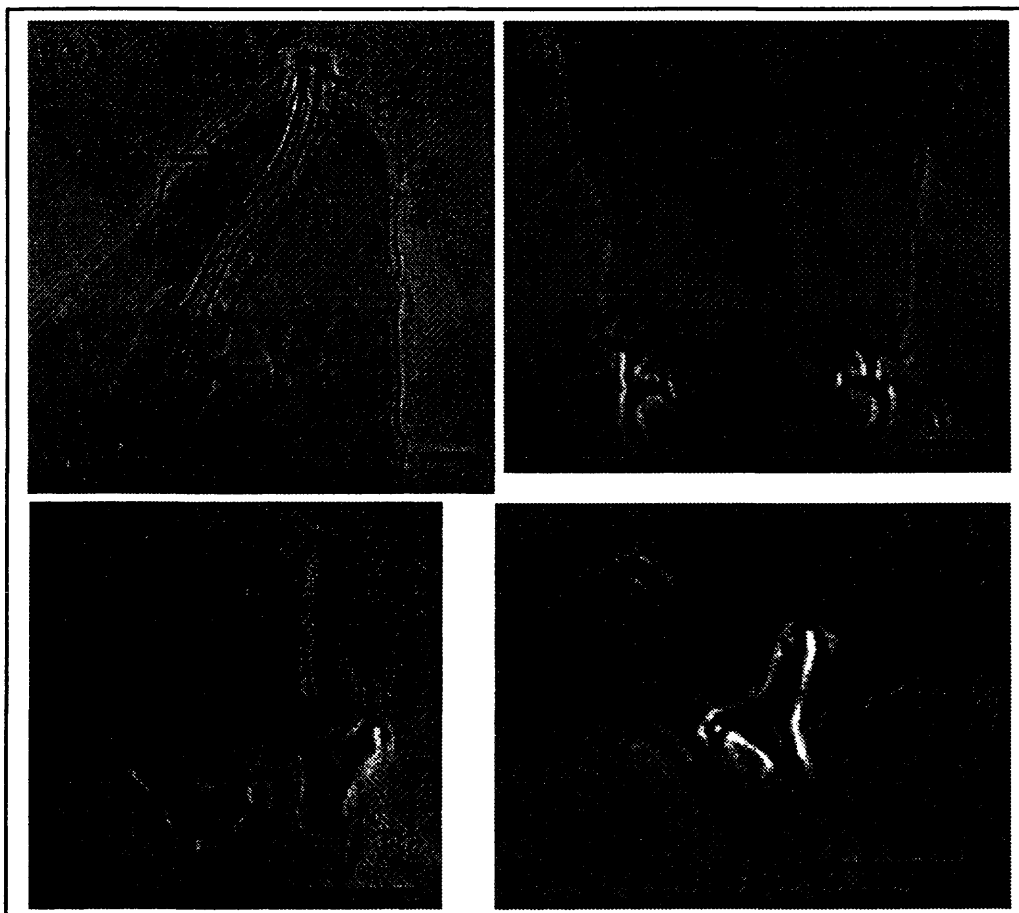


Figura 5.3.7: Imágenes de algunas estructuras de *Astatumen trinacriae*. (A) Región cefálica con el aparato bucofaríngeo; (B) diplouñas del cuarto par de patas; (C) diplouñas del segundo par de patas; y (D) diplouñas del segundo par de patas. TB = tubo bucal; TF = tubo faríngeo (con espiral); Lis = *listerelle*; F = furca; DE = diplouña externa; DI = diplouña interna; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; Bc = barreras cuticulares. Barras = 0,01 mm.

3.- Variabilidad poblacional

No se ha encontrado mucha variabilidad morfológica entre los ejemplares de las distintas poblaciones colectadas en la Sierra. Tan sólo en 2 muestras, de HO, han aparecido ejemplares en los que se ha podido observar barreras cuticulares. Éstas se han observado, en una población, en el primer, segundo y tercer par de patas y, en la otra, además, en el cuarto par de patas. La mayoría de las veces no se ha podido determinar si la ausencia de las barreras cuticulares era real o si no se han podido observar por la posición en que han quedado los ejemplares en las preparaciones para el microscopio.

Las manchas oculares, en un principio inexistentes en esta especie, se han visto en un ejemplar.

Tabla 5.3.8: Número de individuos por muestra donde se ha encontrado *Astatumen trinacriae*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H						3					3
1.3	MR						3					3
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
2.1	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H						9					9
4.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
8.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
8.2	MR	2										2
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
11.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						10					10
12.2	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H	4										4
17.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
18.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	8		2								8
19.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
20.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
23.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	1										1
N° Puntos Total		N° muestras estudiadas		N° ejemplares Primavera			N° ejemplares Otoño			Total		
13		14		16			30			46		

El tamaño medio de los especímenes de la especie en la Sierra fue de 621 μm , el tamaño mínimo de 407 μm y el máximo de 1.155 μm y la desviación estándar, 145 μm . La longitud máxima del cuerpo encontrada por Ramazzotti y Maucci (1983) fue de 450

µm, por debajo de la longitud media en la Sierra. En general, los tamaños de los ejemplares que conformaron las distintas poblaciones de la Sierra estuvieron alrededor de 500-600 µm y sólo en una población superaron los 1.000 µm. Poco se puede decir de la amplitud de los intervalos de tamaño de las poblaciones, ya que estaban compuestas por muy pocos individuos (desde poblaciones formadas por un individuo hasta un máximo de 10 ejemplares).

4.- Autoecología

Las condiciones ambientales en las que ha aparecido la especie *Astatumen trinacriae* se presentan en la Tabla 5.3.9. Comparando con los valores obtenidos en la totalidad del estudio, la especie *Astatumen trinacriae* se encontró en altitudes medias, en intervalos de temperatura amplios y, sin embargo, valores bajos de velocidad media del viento, luminosidad y distancia desde la muestra al suelo (Tabla 5.3.9).

En la mayoría de las ocasiones se localizó en robledales y en la hojarasca de estos bosques (Tabla 5.3.9).

La especie *Astatumen trinacriae* apareció casi siempre con *Macrobiotus richtersi* en las muestras y, con menos frecuencia, con *Hypsibius convergens*, *Diphascon* (*Diphascon*) *pingue* y *Milnesium tardigradum*. Se ha encontrado *Astatumen trinacriae* sola en una muestra. Ácaros, nematodos y rotíferos cohabitaban siempre con *Astatumen trinacriae* en la biocenosis y, con menos frecuencia, colémbolos.

Tabla 5.3.9: Valores de las variables ambientales estudiadas donde se ha encontrado *Astatumen trinacriae*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Punto	Alt	Veg	Muestra	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.2	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	22	0	38	0	0,44	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
1.3	1020	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	22	0	286	0	1,48	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
2.1	1200	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	22	0	18	0	2,11	P	<i>Pinus sylvestris</i>
4.1	1720	<i>Pinus nigra</i>	HO	14	0,6	22	0	1,44	P	<i>Pinus nigra</i>
8.1	1460	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	25	1,1	830	0	1,66	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
8.2	1180	Vegetación de ribera	MRP	21	2,1	72	18	0,42	P	<i>Homalothecium sericeum</i>
11.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	18	0	200	0	0,94	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
12.2	1600	<i>Pinus sylvestris</i>	MRO	22	0	7	76	0,82	E	<i>Hypnum cupressiforme</i>
			HP	13	0	30	0	1,51	P	<i>Pinus sylvestris</i>
17.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	18	0	19	0	1,67	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
18.3	1120	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	20	0	88	0	0,56	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
19.3	1220	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	18	0	6	0	0,91	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
20.1	1420	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>	HO	15	0	0,3	0	1,27	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>
25.1	920	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	18	0	32	0	0,96	P	<i>Quercus rotundifolia</i>

5.- Discusión

Las diferencias fundamentales que separan el género *Astatumen* del género cercano *Itaquascon*, y por los que la especie *Astatumen trinacriae* se trasladó del segundo género al primero (Pilato, 1997), son: la ausencia de soporte de los estiletes en *Astatumen*, presentes en *Itaquascon*, y un tubo bucal que en *Astatumen* es más corto que los estiletes y en *Itaquascon* es más largo.

La especie *Astatumen trinacriae* queda definida por tener barreras cuticulares con márgenes lisos en el segundo y tercer par de patas y uñas igualmente desarrolladas en todas sus patas. El género al que pertenece esta especie, *Astatumen*, está formado por cuatro especies cuyas diferencias y semejanzas se exponen en la Tabla 5.3.10. Un primer grupo dentro del género está formado por las especies sin barreras cuticulares en la base de las diplouñas y con papilas en el cuarto par de patas, representado por la especie *Astatumen tamaensis* (Tabla 5.3.10), cuya validez como especie está por confirmar (Pilato, 1997). El segundo grupo, formado por las especies con barreras cuticulares y sin papilas en el cuarto par de patas, se subdivide en aquellas especies con barreras cuticulares cuyos márgenes son lisos, *Astatumen trinacriae* y *Astatumen bartosi*, y a aquella especie con márgenes de las barreras cuticulares irregulares, *Astatumen tamurai*. *Astatumen trinacriae* y *Astatumen bartosi* se diferencian porque en la segunda especie la rama principal de la diplouña externa está poco desarrollada (Tabla 5.3.10).

Tabla 5.3.10: Diferencias y semejanzas entre las especies del género *Astatumen*. 1 = Información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983; 2 = Información obtenida de Ito, 1990; PIV = cuarto par de patas.

	<i>A. trinacriae</i> ¹	<i>A. bartosi</i> ¹	<i>A. tamurai</i> ²	<i>A. tamaensis</i> ¹
Barreras cuticulares	Presente	Presente	Presente	Ausente
Papilas redondeadas dorso-laterales en PIV	Ausente	Ausente	Ausente	Presente
Tipo de márgenes en las barreras cuticulares	Liso	Liso	Irregular	Ausente
Rama principal diplouña externa menos desarrollada	No	Sí	No	No

6.- Distribución

Esta especie ha sido citada en Europa (la localidad tipo está en Sicilia, Italia), Asia, Norte América y África. Esta es la primera vez que se amplía la distribución de *Astatumen trinacriae* a España y a la Comunidad de Madrid, aunque ya se había encontrado en varias localidades de Portugal (en las regiones de Beira Alta, Duero Litoral, Miño y Tras os Montes y Alto Duero) (Maucci y Durante Pasa, 1985).

En la Figura 5.3.8 se presenta la distribución de la especie *Astatumen trinacriae* en la Sierra de Guadarrama, que se encuentra principalmente en una franja occidental que recorre de norte a sur la zona estudiada.

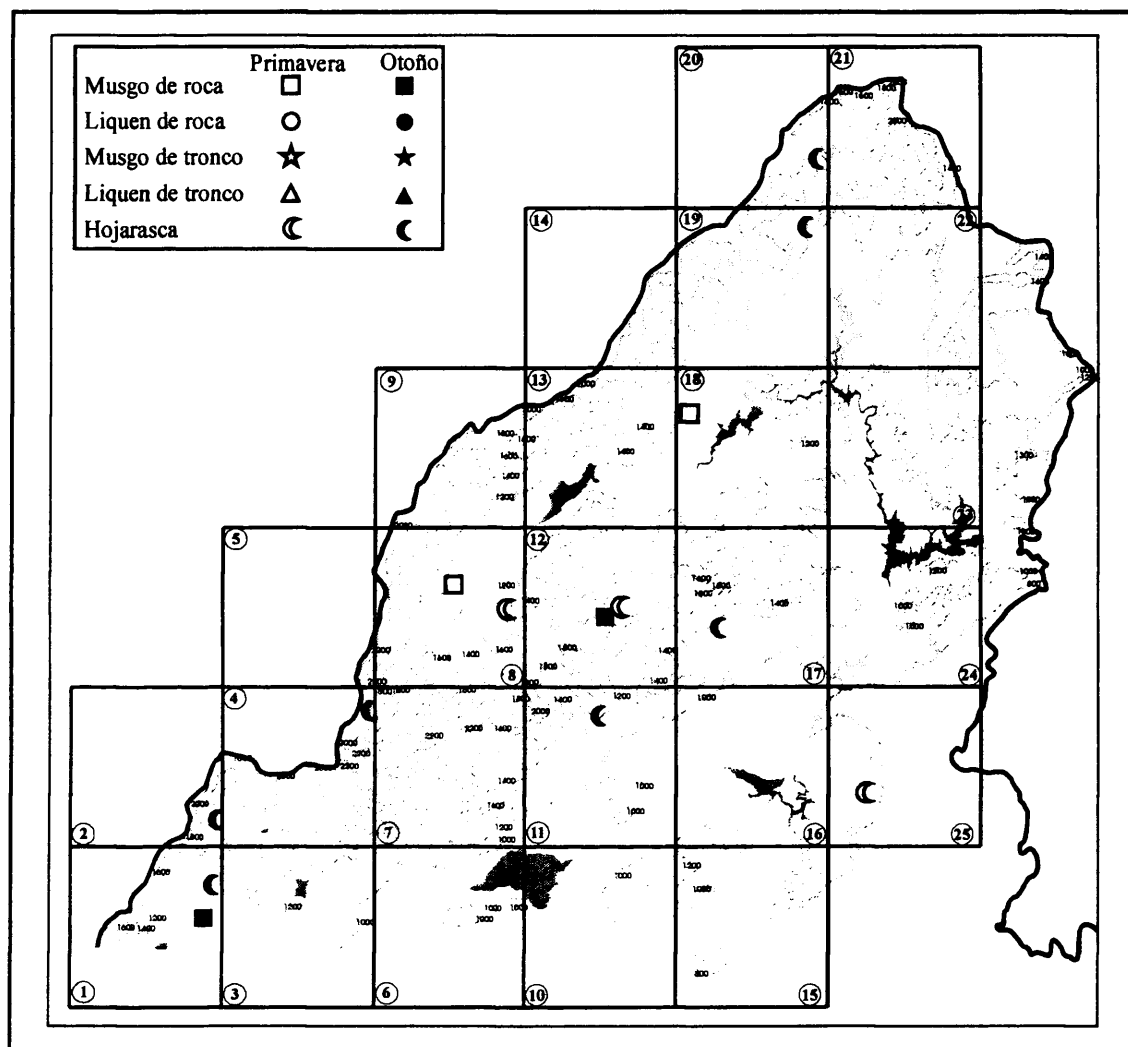


Figura 5.3.8: Distribución de *Astatumen trinacriae* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

Género *Diphascon* Plate, 1889

Diagnosis del Género (redescripción de Pilato, 1987).

El aparato bucofaríngeo es estrecho y de tipo *Diphascon*, con una porción rígida (tubo bucal) y una porción flexible (tubo flexible).

El tubo faríngeo es más largo que el tubo bucal.

El soporte de los estiletes se inserta a la mitad o a los tres cuartos de la longitud del tubo bucal.

Las apófisis para la inserción de los músculos de los estiletes tienen forma de gancho "semilunar"; son simétricas respecto al plano frontal.

La furca tiene los procesos posterolaterales apicales engrosados.

Las diplouñas son de tipo *hypsibius*; la secuencia de las ramas es 2121.

Especie tipo: *Diphascon chilense* Plate 1889 [antes *Hysibius (Diphascon) chilensis* Marcus, 1936].

Subgénero *Adropion* Pilato, 1987

Diagnosis del Subgénero (Pilato, 1987)

Entre el tubo bucal y el tubo faríngeo no hay un engrosamiento con forma de gota, denominado *goccia*.

Los placoides que contiene el bulbo faríngeo son largos o muy largos.

5.3.3.5.- *Diphascon (Adropion) prorsirostre* Thulin, 1928

1.- Descripción morfológica

El cuerpo de los individuos de esta especie es estilizado. La cutícula es lisa.

La región cefálica en vista lateral se parece más a la de las especies del género *Macrobotus* que a la de las especies del género *Diphascon* (Figura 5.3.9.A). No presentan manchas oculares.

La apertura bucal es terminal, como en el género *Macrobotus* (Figuras 5.3.9.A y 5.3.9.B). El tubo bucal y el tubo faríngeo son estrechos y entre ambos no hay *goccia* (Figura 5.3.9.A). Las longitudes del tubo faríngeo y del bulbo faríngeo son similares (Figura 5.3.9.A). El bulbo faríngeo es ovalado y largo, y contiene apófisis, 3 macroplacoides con forma de bastoncillos finos, pero no tiene microplacoides (Figura 5.3.9.C). Las longitudes de los macroplacoides son crecientes del primero hacia el tercero (Figura 5.3.9.C). La longitud de la fila de los tres macroplacoides es cerca de la mitad de la longitud del bulbo faríngeo.

Las diplouñas de cada pata, externa e interna, son de distintos tamaños entre sí, pero de formas similares. El tramo basal común, entre la rama principal y la rama secundaria, es macizo. La base de la diplouña presenta márgenes lisos, aunque a veces tiene prolongaciones laterales con forma de espinas. La rama principal de las diplouñas es larga, fina y presenta dos puntas accesorias. En los tres primeros pares de patas hay barreras cuticulares en la base de las diplouñas.

No se han encontrado huevos asignables a esta especie.

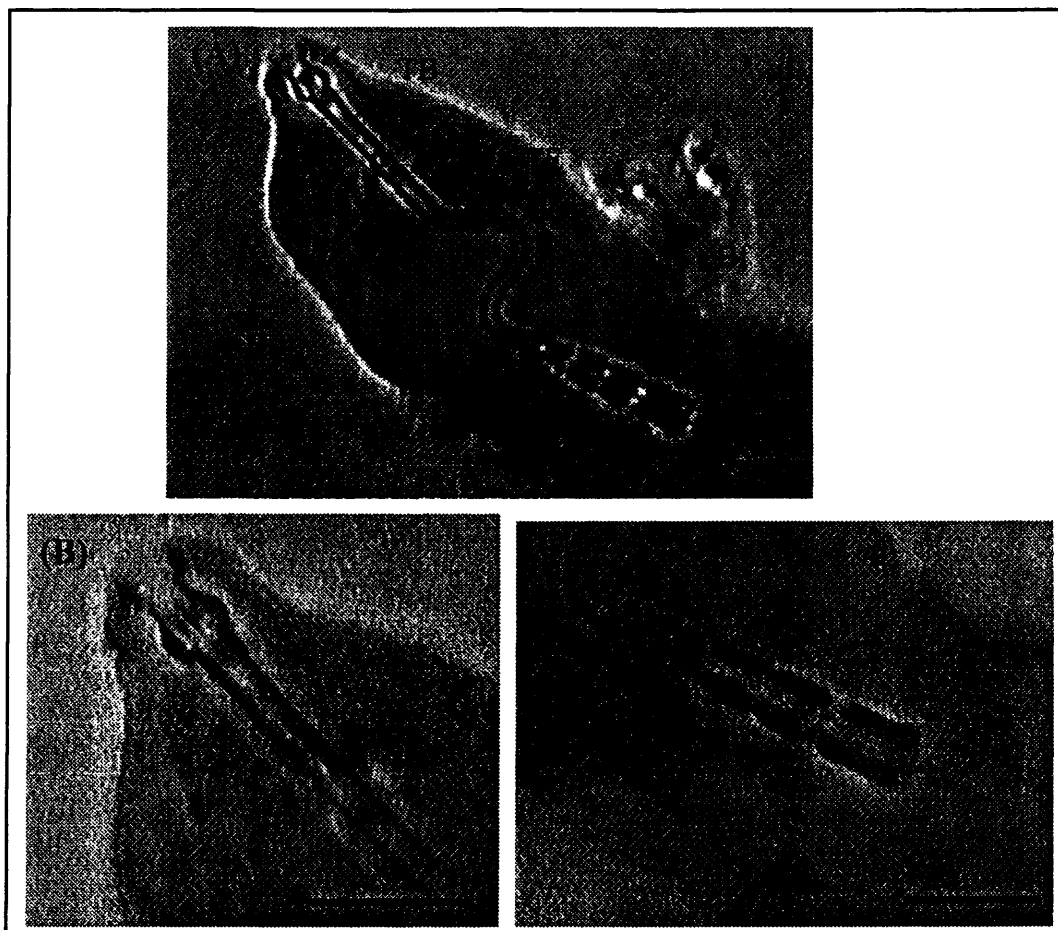


Figura 5.3.9: Imágenes de algunas estructuras de *Diphascion (Adropion) prorsirostre*. (A) Región cefálica con el aparato bucofaryngeo; (B) detalle del tubo bucal; y (C) detalle del contenido del bulbo faríngeo. TB = tubo bucal; TF = tubo faríngeo (con espiral); Bf = bulbo faríngeo; M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; M3 = tercer macroplacoide. Barras = 0,01 mm.

2.- Material estudiado

Sólo ha aparecido un individuo de *Diphascion (Adropion) prorsirostre*, que no se ha podido sexar, en una única muestra de HO (Tabla 5.3.11). No se han encontrado huevos ni cutículas de esta especie.

Tabla 5.3.11: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Diphascon (Adropion) prorsirostre*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
2.1.	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H						1					1
Nº Puntos Total	Nº muestras estudiadas	Nº ejemplares Primavera					Nº ejemplares Otoño					Total
1	1	0					1					1

3.- Variabilidad poblacional

El único ejemplar que se ha encontrado en la Sierra presentaba manchas oculares. Medió 528 µm, por encima del límite superior encontrado por Ramazzotti y Maucci (1983) para esta especie, 325 µm.

4.- Autoecología

En la Tabla 5.3.12 se especifican los valores de las variables ambientales donde ha aparecido la especie. Se trata de valores bajos si se comparan con los obtenidos en el conjunto del estudio.

El individuo se ha encontrado en un pinar de *Pinus sylvestris* (Tabla 5.3.12).

La especie *Diphascon (Adropion) prorsirostre* se localizó junto a *Astatumen trinaeriae*, *Diphascon (Diphascon) nodulosum*, *Diphascon (Diphascon) pingue*, *Doryphoribius flavus*, *Macrobiotus harmsworthi*, *Macrobiotus pallarii*, *Macrobiotus richtersi*, *Milnesium tardigradum*, *Platicrista angustata* y *Ramazzottius oberhaeuseri* en la muestra. Cohabitaba en la biocenosis con ácaros, nematodos, rotíferos, colémbolos y oligoquetos.

Tabla 5.3.12: Valores de las variables ambientales estudiadas donde se ha encontrado *Diphascon (Adropion) prorsirostre*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Punto	Alt	Veg	Muestra	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
2.1.	1220	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	22	0	18	0	2,11	P	<i>Pinus sylvestris</i>

5.- Discusión

La especie *Diphascon (Adropion) prorsirostre* pertenece al subgénero *Adropion* y se distingue del resto de las especies del subgénero por tener tres macroplacoides con

forma de bastoncillo, las diplouñas estilizadas y la apertura bucal terminal. En la Tabla 5.3.13 se detallan las diferencias y semejanzas de las especies del subgénero *Adropion*, con tres macroplacoides, encontradas en este estudio y con algunas cercanas a ellas. Dentro de este grupo de especies se distinguen las que tienen microplacoide [*D. (A.) scoticum*, *D. (A.) greveni*, *D. (A.) gordonense*, *D. (A.) tricuspidatum* y *D. (A.) behonae*] y las que no lo tienen [*D. (A.) montigenum*, *D. (A.) carolae*, *D. (A.) arduifrons*, *D. (A.) modestum* y *Diphascon (Adropion) prorsirostre*] (Tabla 5.3.13). Las especies sin microplacoide se subdividen según la forma de la diplouña, maciza [*D. (A.) montigenum*] o estilizada [*D. (A.) carolae*, *D. (A.) arduifrons*, *D. (A.) modestum* y *Diphascon (Adropion) prorsirostre*] (Tabla 5.3.13). Las que tienen las uñas estilizadas se dividen en las que tienen apertura bucal anteroventral, *D. (A.) carolae*, *D. (A.) arduifrons* y *D. (A.) modestum*, y las que la tienen terminal, como en *Macrobiotus*, *Diphascon (Adropion) prorsirostre* (Tabla 5.3.13).

6.- Distribución

La especie *Diphascon (Adropion) prorsirostre* se ha citado en Europa (se descubrió en Suecia), Asia, Norte y Sur América y Oceanía. Se ha encontrado en Andorra (Maucci y Durante Pasa, 1984a) y en Portugal, en Beira Alta (Maucci y Durante Pasa, 1985). Es la primera vez que se encuentra en la Comunidad de Madrid.

En la Figura 5.3.9 se detalla la distribución de la especie en el área estudiada en este trabajo. Esta distribución se reduce a un punto en la zona sur occidental de la zona de estudio.

5.3.3.6.- *Diphascon (Adropion) scoticum* Murray, 1905

Sinonimias: *Hypsibius (Diphascon) scoticus* Marcus, 1936

Diphascon crozetense Richters, 1907

Hypsibius scoticus Thulin, 1911

Diphascon scoticus Dastych, 1974

1.- Descripción morfológica

Los ejemplares de esta especie tienen el cuerpo estilizado y son transparentes.

Carecen de manchas oculares en la región cefálica.

Tabla 5.3.13: Diferencias y semejanzas entre las especies del subgénero *Diphascon* (*Adropion*) que aparecen en este trabajo y con otras especies cercanas del subgénero. 1 = información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983; 2 = información obtenida de Binda, Pilato y Dastych, 1984b; 3 = información obtenida de Dastych, 1985; 4 = información obtenida de Pilato, Claxton y Horning, 1991b; 5 = información obtenida de Binda y Pilato, 2000; 6 = información obtenida de Dastych, 1987b. D. (A) = *Diphascon* (*Adropion*). B = forma de Bastoncillo; A = Ausente; P = Presente; * = microplacoide muy pequeño; ** = tamaño relativo entre los macroplacoides presentes; *** = barreras cuticulares muy pequeñas; AV = anteroventral; M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; M3 = tercer macroplacoide; PI = primer par de patas; PII = segundo par de patas; PIII = tercer par de patas; PIV = cuarto par de patas; TR1 = M1 < M2 < M3; TR2 = M1 = M2 < M3; TR3 = M2 < M1 < M3. En negrita, las especies que han aparecido en la Sierra.

	<i>D. (A.) prorsitrostre</i> ¹	<i>D. (A.) scoticum</i> ¹	<i>D. (A.) arduifrons</i> ¹	<i>D. (A.) carolae</i> ¹	<i>D. (A.) modestum</i> ²	<i>D. (A.) montigenum</i> ¹	<i>D. (A.) grevini</i> ³	<i>D. (A.) gordonense</i> ⁴	<i>D. (A.) tricuspidatum</i> ⁵	<i>D. (A.) behouae</i> ⁶
Microplacoides	A	P	A	A	A	A	P	P*	P*	P*
Forma diplouñas	Estilizada	Estilizada	Estilizada	Estilizada	Estilizada	Maciza	Estilizada	Estilizada	Estilizada	Estilizada
Apertura bucal	Terminal	AV	AV	AV	AV	AV	AV	AV	AV	AV
<i>Septulum</i>	A	P/A	A	A	A	A	P	P	A	A
Base diplouñas PIV	Lisa	Lisa/Espinas	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Espinas	Lisa	Lisa	Lisa
Forma macroplacoides	B	B	B	B	B, Largo	Gránulo	B, Largo	Gránulo	Gránulo	B, Corto
Tamaño M1, M2, M3**	TR1	TR1, TR2	TR1	TR2	TR2	TR1	TR3	TR2	TR3	TR3
Cutícula	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Con gránulos
Barrera cuticular en PI a PIII	A	P	A	A	A	A	P	P***	A	A

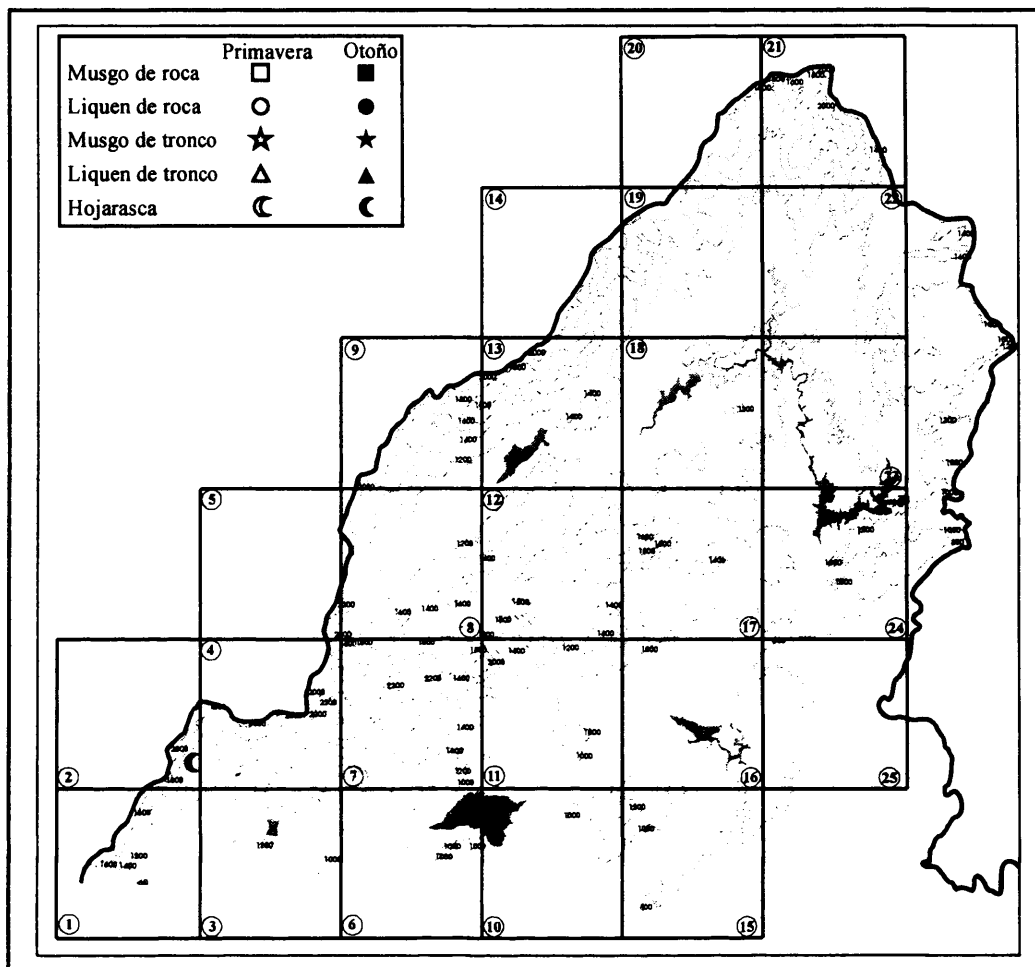


Figura 5.3.10: Distribución de *Diphascion (Adropion) prorsirostre* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

El tubo bucal es estrecho pero menos que en otras especies del género; el diámetro, según Ramazzotti y Maucci (1983), mide cerca de $2,7 \mu\text{m}$. No presentan *goccia* entre el tubo bucal y el tubo faríngeo. El tubo faríngeo tiene la misma longitud que el bulbo faríngeo (Figura 5.3.11.A) y éste es elíptico, cerca de dos veces más largo que ancho (Figura 5.3.11.A), aunque a veces tiene forma de pera. El bulbo contiene apófisis pequeñas, 3 macroplacoides con forma de bastoncillos finos y largos, microplacoides y *septula* (Figura 5.3.11.B), aunque existe cierta confusión sobre la presencia o ausencia de *septula*. Pilato (1974) describió los ejemplares de *Diphascion (Adropion) scoticum* sin *septula*, lo mismo que Ito (1995), pero Ramazzotti y Maucci (1983) la definieron con *septula*, aunque especificaron que no siempre aparece. Los macroplacoides tienen longitudes crecientes del primer macroplacoide hacia el tercero, aunque, a veces, el primer y el segundo macroplacoide son de longitudes similares y el tercero es más largo (Figura 5.3.11.B), y, otras veces, aunque menos frecuentemente, todos los macroplacoides son de igual longitud.

Las dos diplouñas de cada pata son de diferentes tamaños entre sí, pero tienen formas similares (Figuras 5.3.11.C y 5.3.11.D). La rama principal de la diplouña externa es más larga y estilizada que la de la diplouña interna, que es corta y maciza (Figuras 5.3.11.C y 5.3.11.D). Las ramas secundarias, de las diplouñas externas e internas, son robustas (Figuras 5.3.11.C y 5.3.11.D). El tramo basal común, entre la rama principal y la rama secundaria, es macizo (Figuras 5.3.11.C y 5.3.11.D). Los márgenes de las bases de las diplouñas suelen ser lisos, aunque a veces presentan prolongaciones con forma de espinas. Las ramas principales de las diplouñas presentan puntas accesorias (Figuras 5.3.11.C y 5.3.11.D). En los tres primeros pares de patas hay barreras cuticulares en la base de las diplouñas (Figuras 5.3.11.D).

No se conocen los huevos de esta especie.

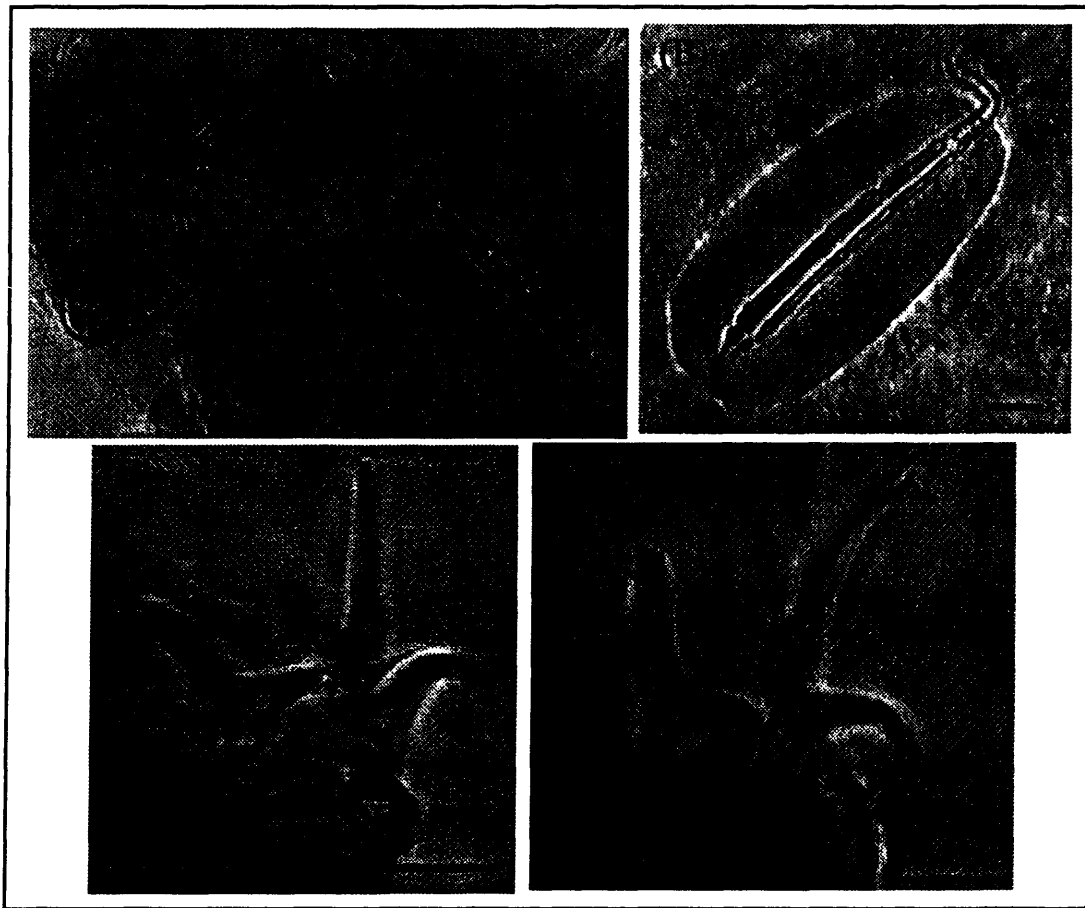


Figura 5.3.11: Imágenes de algunas estructuras de *Diphascon (Adropion) scoticum*. (A) Región cefálica con el aparato bucofaríngeo; (B) detalle del bulbo faríngeo; (C) diplouñas del cuarto par de patas; y (D) diplouñas del segundo par de patas. TB = tubo bucal; TF = tubo faríngeo; Bf = bulbo faríngeo; M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; M3 = tercer macroplacoide; s = *septula*; m = microplacoides; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; DE = diplouña externa; DI = diplouña interna; Pa = puntas accesorias; Bc = barreras cuticulares. Barras = 0,01 mm.

2.- Material estudiado

Esta especie se ha encontrado en 17 puntos de muestreo y en 25 muestras, con una o dos muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.14). En las 25 poblaciones se han contabilizado 78 individuos, uno de ellos un macho (Tabla 5.3.14). Las muestras son de HP y HO (Tabla 5.3.14). El macho se ha encontrado en HP (Tabla 5.3.14). No se han encontrado huevos ni cutículas de esta especie.

Tabla 5.3.14: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Diphascon (Adropion) prorsirostre*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	3					4					7
4.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2										2
5.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
5.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
8.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	4					6					10
8.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	2					5					7
8.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1					3					4
9.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	2		1								2
9.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2										2

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
12.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	12					1					13
12.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2					9					11
13.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	3										3
16.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
18.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
20.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						3					3
20.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	3					4					7
22.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2					1					3
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
17	25	39					39					78

3.- Variabilidad poblacional

La variabilidad entre los individuos de *Diphascon (Adropion) scoticum* encontrados en la Sierra se presentó en la presencia o ausencia de *septula* en el bulbo faríngeo y de barreras cuticulares en la base de las diplouñas. Sólo un ejemplar de una muestra de HO no presentó *septula*, ejemplar que además tenía espinas en la base de las diplouñas del cuarto par de patas. En diez de las 25 poblaciones estudiadas había individuos con barreras cuticulares en la base de las diplouñas. Existió variación, a nivel individual, en cuanto a la localización de las barreras cuticulares. Hubo ejemplares que las tenían en los tres primeros pares de patas, otros también en el cuarto par de patas y otros en los que sólo se han observado en el segundo y tercer par de patas. Además esas barreras cuticulares aparecieron: en la región interna de la diplouña interna, entre la diplouña interna y externa o en ambas posiciones. La ausencia de barreras cuticulares en la base de las diplouñas, como ya se ha comentado en otras especies, puede ser efecto de una posición no adecuada del ejemplar para la observación de las mismas, en vez de una ausencia real.

El 69% de los ejemplares estudiados no presentaban manchas oculares, el 10% sí las presentaban, y en el 1% no se ha podido determinar su ausencia o presencia.

El tamaño medio de los individuos de la especie *Diphascon (Adropion) scoticum*, estudiados en la Sierra, fue de 754 μm , con una desviación estándar de 254 μm , un tamaño mínimo de 418 μm y uno máximo de 1.496 μm . Según Ramazzotti y Maucci (1983) la longitud de los ejemplares de esta especie está alrededor de 462 μm , de nuevo los valores encontrados en las poblaciones de la Sierra fueron mayores.

4.- Autoecología

La especie *Diphascon (Adropion) scoticum* apareció en intervalos de las variables ambientales estudiadas casi de la misma amplitud que los obtenidos en el conjunto del estudio, excepto la distancia desde el suelo hasta la muestra, que sólo tomó el valor 0, es decir, en el suelo puesto que sólo estaba en muestras de hojarasca (Tabla 5.3.15).

La especie se encontró principalmente en robledales, y con menos frecuencia en pinares de *Pinus sylvestris* y *Pinus nigra* (Tabla 5.3.15).

En la muestras donde estaba *Diphascon (Adropion) scoticum* aparecieron con frecuencia *Macrobiotus richtersi*, *Hypsibius dujardini*, *Hypsibius convergens* e *Isohypsibius prosostomus*. Se encuentra casi siempre en la biocenosis con ácaros, nematodos y rotíferos.

Tabla 5.3.15: Valores de las variables ambientales estudiadas donde se ha encontrado *Diphascon (Adropion) scoticum*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Punto	Alt	Veg	Muestra	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Spp
1.1	1100	<i>Pinus nigra</i>	HP	20	3,3	126	0	3,50	P	<i>Pinus nigra</i>
			HO	20	0	33	0	2,31	P	<i>Pinus nigra</i>
4.3	1240	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	25	0	444	0	0,45	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
5.2	2020	Pastizal	HO	25	0	763	0	0,32	P	Césped+ suelo
5.3	2240	Afloramiento rocoso	HO	29	0	909	0	0,34	P	Césped+ suelo
8.1	1480	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	25	1,1	830	0	1,66	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	13	0	5	0	0,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
8.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	1,8	87	0	0,88	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	13	0	9	0	1,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
8.3	1440	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	21	1,5	114	0	1,04	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			HO	13	0	12	0	0,74	P	<i>Pinus sylvestris</i>
9.2	1120	<i>Fraxinus angustifolia</i>	HP	18	0	21	0	0,95	P	<i>Fraxinus angustifolia</i>
9.3	1160	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	24	0	532	0	0,32	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	20	0	14	0	2,31	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	22	0	8	0	0,70	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
12.3	1360	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	12	1,6	79	0	0,94	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	19	0	7	0	0,85	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
13.2	1520	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	15	0	31	0	1,74	P	<i>Pinus sylvestris</i>
16.3	880	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	24	0	300	0	1,77	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
20.1	1420	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>	HO	15	0	0,3	0	1,27	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>
20.3	1400	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	20	0	49	0	0,78	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	14	0	12	0	0,47	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
22.3	1160	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	25	4,0	1050	0	0,46	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HP	20	0,7	79	0	0,30	P	<i>Quercus pyrenaica</i>

5.- Discusión

Diphascon (Adropion) scoticum se distingue por ser una especie del subgénero *Adropion*, que presenta tres macroplacoides, microplacoides y con el tamaño del segundo macroplacoide más grande o igual que el del primero, pero nunca más pequeño. En la Tabla 5.3.13 se detallan las diferencias y semejanzas de las especies del subgénero encontradas en este estudio y con algunas cercanas a ellas. El grupo de *Diphascon (Adropion)* con tres macroplacoides y microplacoides se divide en aquellas especies con el microplacoides muy pequeños [formado por *D. (A.) gordonense*, *D. (A.) tricuspidatum* y *D. (A.) behonae*] y los que lo tienen grande [*Diphascon (Adropion) scoticum* y *D. (A.) greveni*] (Tabla 5.3.13). *Diphascon (Adropion) scoticum* suele tener las diplouñas de los tres primeros pares de patas con la base lisa, mientras que *D. (A.) greveni* las tiene con espinas; el segundo macroplacoide de *Diphascon (Adropion) scoticum* es mayor o de igual tamaño que el primer macroplacoide, mientras que en *D. (A.) greveni* el segundo macroplacoide siempre es el más pequeño de los tres macroplacoides (Tabla 5.3.13) y, finalmente, *D. (A.) greveni* no tiene barreras cuticulares entre las diplouñas de los tres primeros pares de patas (Dastych, 1984).

6.- Distribución

La especie *Diphascon (Adropion) scoticum* se ha citado en Europa (la localidad tipo está en Escocia), Asia, el continente Americano, África, Oceanía, el Ártico y la Antártida, de hecho es considerada una especie cosmopolita (McInnes, 1994).

Ya se había encontrado en España, en Aragón, Cataluña y Navarra (Rodríguez Roda, 1946 y 1952; Maucci y Durante Pasa, 1984a). En este trabajo se cita por primera vez en la Comunidad de Madrid.

En la Figura 5.3.12 se presenta la distribución de la especie en la región estudiada, que se concentra en dos zonas, una al norte, y otra en el centro-oeste de la Sierra.

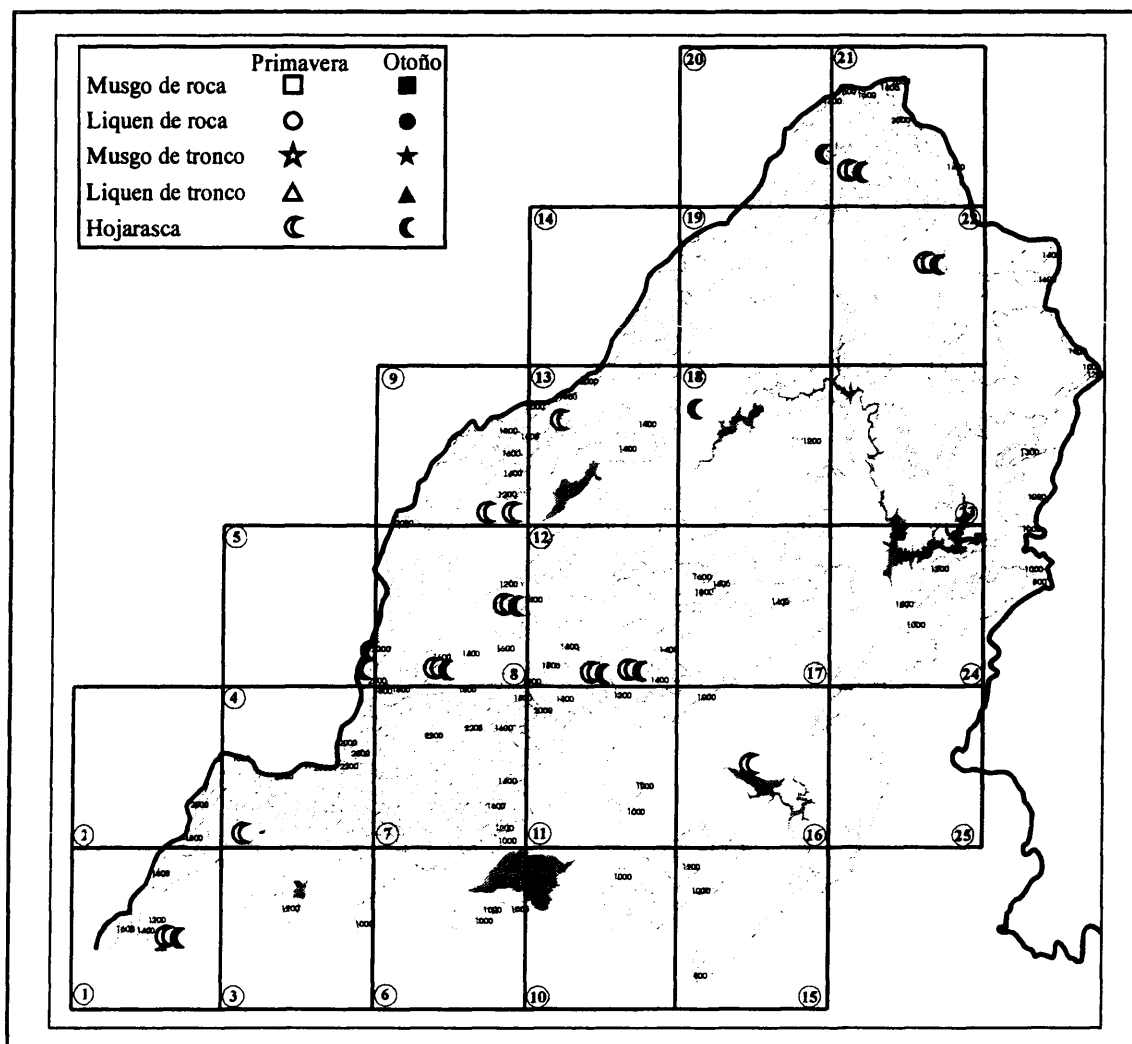


Figura 5.3.12: Distribución de *Diphascon (Adropion) scoticum* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

Diagnosis del Subgénero (redescrición Pilato, 1987).

Entre el tubo bucal y el tubo faríngeo hay un engrosamiento con forma de gota denominado *goccia*.

Los placoides que contiene el bulbo faríngeo no son muy largos.

5.3.3.7.- *Diphascon (Diphascon) granifer* Greven, 1972

1.- Descripción morfológica

Los ejemplares de esta especie presentan escultura en la cutícula, que se extiende uniformemente por el dorso del cuerpo desde la cabeza hasta la región caudal. Esta escultura consiste en tubérculos redondeados y del mismo tamaño entre ellos (Figura 5.3.13.A).

No presentan manchas oculares en la región cefálica.

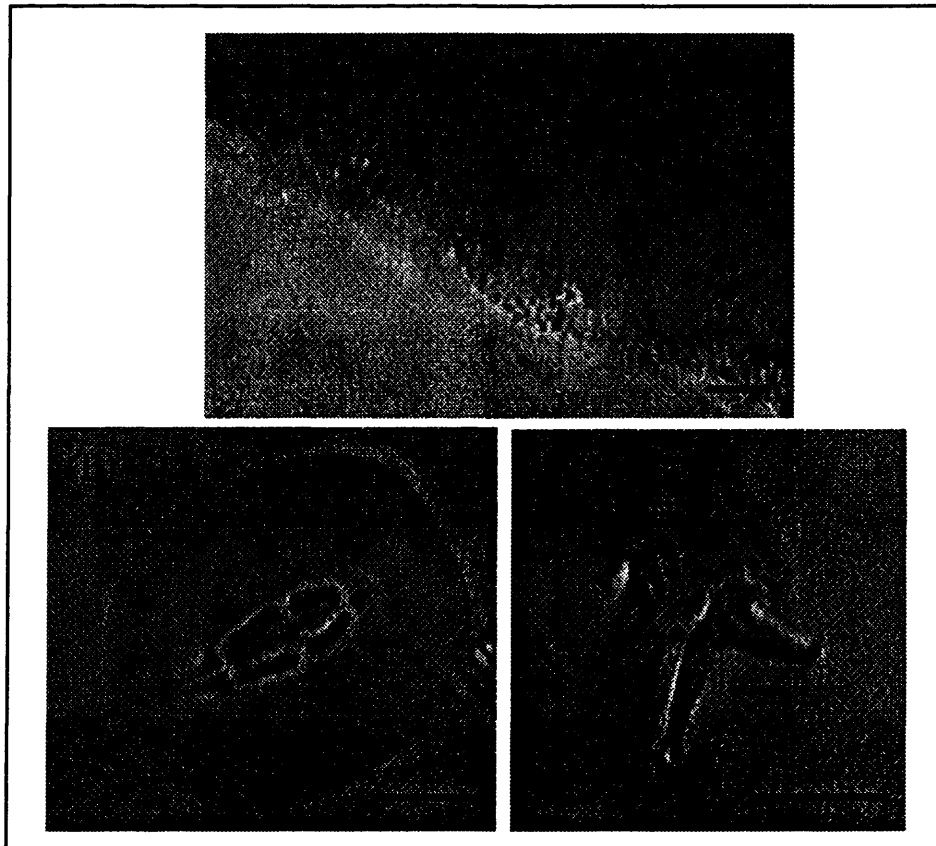


Figura 5.3.13: Imágenes de algunas estructuras de *Diphascon (Diphascon) granifer*. (A) Detalle de la escultura; (B) contenido del bulbo faríngeo; y (C) diplouñas del cuarto par de patas. M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; s = *septula*; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; DE = diplouña externa; DI = diplouña interna. Barras = 0,01 mm.

El tubo faríngeo es largo y fino. Entre el tubo bucal y el tubo faríngeo tienen la *goccia*. El bulbo faríngeo contiene apófisis, y 2 macroplacoides con forma de bastoncillos largos y *septula* (Figura 5.3.13.B). El primer macroplacoide presenta un estrechamiento.

Las diplouñas, externa e interna, son de tipo *Hypsibius* (Figura 5.3.13.C). La diplouña externa es sensiblemente más grande que la interna.

2.- Material estudiado

Diphascon (Diphascon) granifer se ha encontrado en 15 puntos de muestreo y 15 muestras (Tabla 5.3.16). En las 15 poblaciones, todas de HO, se han contabilizado 57 individuos totales que no se han podido sexar (Tabla 5.3.16). En una de las poblaciones han aparecido además 3 cutículas asignables a la especie por sus características morfológicas, aunque no se han encontrado huevos.

Tabla 5.3.16: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Diphascon (Diphascon) granifer*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	Ho	Ma	J	Hs	T	Ho	Ma	J	Hs	
2.1	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H					9						9
2.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					1						1
4.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					1						1
8.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					1						1
8.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H					7						7
8.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					3						3
12.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H					2						2
15.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					4						4

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	Eo	Ma	J	Hu	T	Eo	Ma	J	Hu	
18.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						2					2
19.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
20.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						17					17
20.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						5					5
21.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
21.3	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H						2					2
24.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
15	15	0					57					57

3.- Variabilidad poblacional

Se han hallado 11 poblaciones, de las 15 encontradas en la Sierra, con individuos con barreras cuticulares alrededor de las diplouñas, aunque en las descripciones encontradas en la bibliografía no se mencionan. Normalmente estas barreras cuticulares han aparecido en la zona interna de las diplouñas internas, aunque también estaban entre las diplouñas interna y externa. En la mayoría de las poblaciones se ha encontrado algún individuo con barreras cuticulares en los tres primeros pares de patas, en la zona interior de la diplouña interna. En la mitad de las poblaciones se han encontrado individuos con barreras cuticulares en los cuatro pares de patas, también en la zona interior de la diplouña interna. Hubo individuos de dos poblaciones en los que, además, se observaron barreras cuticulares entre la diplouña externa y la interna. Puede que muchas de estas ausencias se deban a una posición poco adecuada de los ejemplares para la observación de las barreras cuticulares.

El 70% de los ejemplares estudiados presentaron manchas oculares y el 30% no las presentaron.

Los individuos de esta especie tenían una longitud total media de 444 μm , una desviación estándar de 74 μm , un valor mínimo de 308 μm y uno máximo de 660 μm . Las longitudes totales en las distintas poblaciones de la Sierra de Guadarrama se encontraban entre 400 y 500 μm . Sin embargo, los ejemplares analizados por Ramazzotti y Maucci (1983) tenían un intervalo de longitudes totales, desde 164 μm hasta 210 μm , ambos límites muy por debajo de los encontrados en la Sierra.

4.- Autoecología

Diphascon (*Diphascon*) *granifer* ha aparecido en muestras con la altitud y la temperatura en intervalos casi tan amplios como los obtenidos en el conjunto del estudio, mientras que la velocidad media del viento, la distancia desde el suelo hasta la muestra y el peso seco del material recogido de esas muestras tenían valores bajos (Tabla 5.3.17).

Principalmente se ha encontrado en robledales (Tabla 5.3.17). Todas las muestras son de hojarasca (Tabla 5.3.17).

La especie ha aparecido en muchas de las muestras con *Macrobiotus richtersi*, *Hypsibius dujardini*, *Doryphoribius flavus* y *Ramazzottius oberhaeuseri*. En la biocenosis siempre estaba con ácaros, nematodos y rotíferos, y, con menos frecuencia, con colémbolos y larvas de quironómido.

Tabla 5.3.17: Valores de las variables ambientales estudiadas donde se ha encontrado *Diphascon* (*Diphascon*) *granifer*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Punto	Alt	Veg	Muestra	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
2.1	1220	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	22	0	18	0	2,11	P	<i>Pinus sylvestris</i>
2.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	19	0	17	0	0,80	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
4.3	1240	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	21	0	19	0	1,70	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
8.1	1480	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	13	0	5	0	0,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
8.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	13	0	9	0	1,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
8.3	1440	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Pinus sylvestris</i>	HO	13	0	12	0	0,74	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Pinus sylvestris</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	22	0	8	0	0,70	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
15.2	840	Matorral xerófilo	HO	29	0	470	0	0,81	P	<i>Retama sphaerocarpa</i>
18.3	1120	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	21	0	33	0	1,04	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
19.3	1220	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	18	0	6	0	0,91	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
20.1	1420	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquafolium</i>	HO	15	0	0,3	0	1,27	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquafolium</i>
20.3	1400	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	14	0	12	0	0,47	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
21.2	1280	Pastizal	HO	16	0,1	425	0	1,06	P	<i>Isoetecium myosuroides</i> + <i>Hypnum cupressiforme</i>
21.3	1400	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Pinus sylvestris</i>	HO	12	0	0,29	0	1,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Pinus sylvestris</i>
24.1	880	<i>Pinus pinea</i>	HO	19	0	47	0	0,79	P	<i>Pinus pinea</i>

5.- Discusión

La especie *Diphascon* (*Diphascon*) *granifer* se distingue por ser una especie del subgénero *Diphascon* que tiene dos macroplacoides con forma de bastoncillos largos y presenta una escultura en la cutícula con forma de tubérculos del mismo tamaño en toda la región dorsal del cuerpo. En la Tabla 5.3.18 se especifican las diferencias y semejanzas de varias especies del subgénero *Diphascon*, con dos macroplacoides, que han aparecido en este trabajo y de algunas cercanas a ellas. Dentro del grupo de especies del subgénero *Diphascon* con dos macroplacoides, se diferencian según la forma de los macroplacoides: de gránulo [*D. (D.) nodulosum*]; de bastoncillo corto [*D. (D.) oculatum*, *D. (D.) ramazzottii*, *D. (D.) boreale* y *D. (D.) opisthophlyptum*]; y de bastoncillo largo [*D. (D.) recamieri*, *Diphascon* (*Diphascon*) *granifer*, *D. (D.) secchii*, *D. (D.) rugocaudatum* y *D. (D.) burti*] (Tabla 5.3.18). Las especies con los macroplacoides con forma de bastoncillo largo se diferencian entre sí por la forma de la escultura de la cutícula: lisa [*D. (D.) recamieri*, *D. (D.) secchii* y *D. (D.) burti*] y con algún diseño [*Diphascon* (*Diphascon*) *granifer* y *D. (D.) rugocaudatum*] (Tabla 5.3.18). *D. (D.) rugocaudatum* y *Diphascon* (*Diphascon*) *granifer* se distinguen porque esta última no tiene microplacoides (Tabla 5.3.18).

Tabla 5.3.18: Diferencias y semejanzas entre las especies del subgénero *Diphascon* (*Diphascon*) con dos macroplacoides, que aparecen en este trabajo y algunas especies cercanas del subgénero. 1 = información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983; 2 = información obtenida de Biserov, 1996a; 3 = información obtenida de Maucci, 1987; 4 = información obtenida de Bertolani y Rebecchi, 1996; 5 = información obtenida de Nelson, 1991b. D. (D) = *Diphascon* (*Diphascon*). BL = forma de bastoncillo largo; G = forma de gránulo; BC = forma de bastoncillo corto; A = Ausente; P = Presente; C1 = tubérculos grandes irregulares; C2 = granulación más gruesa; C3 = granulación fina; C4 = gránulos densos; * = no se sabe si son microplacoides o *septula*; ** = *septula* muy pequeños; P1 = primer par de patas; PII = segundo par de patas; PIII = tercer par de patas; PIV = cuarto par de patas; ¿? = información no disponible en la descripción. En negrita, las especies que aparecen en este trabajo.

	<i>D. (D.) nodulosum</i> ¹	<i>D. (D.) granifer</i> ¹	<i>D. (D.) recamieri</i> ¹	<i>D. (D.) boreale</i> ²	<i>D. (D.) oculatum</i> ¹	<i>D. (D.) ramazzotti</i> ¹	<i>D. (D.) opisthoglyptum</i> ³	<i>D. (D.) secchi</i> ⁴	<i>D. (D.) burri</i> ⁵	<i>D. (D.) rugocaudatum</i> ¹
Forma macroplacoides	G	BL	BL	BC	BC/G	BC	BC	BL	BL	BL
Cutícula	C1	C2	Lisa	Lisa	Lisa/C3	C3	C4	Lisa	Lisa/C3	C3
Microplacoides	A	A	P	A	A	A	P	A	A	P*
<i>Septulum</i>	P	P	P, a veces	P**	P	P	P	P	P	P*
Pseudoseptulum	A	A	A	A	A	A	A	A	P	A
Barrera cuticular en P1 a PIII	A	P	A	A	¿?	P	A	P	A	¿?

Las esculturas de la cutícula de las especies *D. (D.) nodulosum*, *D. (D.) ramazzottii* y *Diphascon (Diphascon) granifer* son muy parecidas. La de *Diphascon (Diphascon) granifer* se diferencia de la de *D. (D.) nodulosum* porque la escultura está compuesta por tubérculos del mismo tamaño en el primer caso, a diferencia de *D. (D.) nodulosum* que presentan polígonos de distintos tamaños, y porque los macroplacoides de *Diphascon (Diphascon) granifer* tienen forma de bastoncillos y no de gránulos como *D. (D.) nodulosum* (Tabla 5.3.18). La especie *Diphascon (Diphascon) granifer* a quien más se parece es a *D. (D.) ramazzottii*, de la que se diferencia porque los tubérculos de la escultura de la cutícula son un poco más gruesos y porque el bulbo faríngeo es más redondeado (Tabla 5.3.18).

6.- Distribución

Diphascon (Diphascon) granifer se ha citado en Europa (se descubrió por primera vez en Alemania) y África. Es la primera vez que se encuentra en la Península Ibérica, Islas Baleares, Islas Canarias e Islas Chafarinas.

En la Figura 5.3.14 se presenta la distribución de la especie en la zona estudiada de la Sierra, que se extiende por una franja norte-sur que recorre la Sierra occidental y por otra franja, perpendicular a la anterior, que recorre la zona media de la región estudiada en dirección noroeste-sudeste.

5.3.3.8.- *Diphascon (Diphascon) nodulosum* (Murray, 1906)

Sinonimia: *Hypsibius (Diphascon) nodulosum* Ramazzotti, 1957

1.- Descripción morfológica

Los individuos de esta especie presentan una cutícula con escultura en la región dorsal y posterior del cuerpo (Figura 5.3.15.A). Está constituida por tubérculos de forma redondeada, densos y gruesos, que sobresalen principalmente en los márgenes laterales. El tamaño de los tubérculos es creciente en sentido anteroposterior. La escultura se reduce a una granulación de la mitad del animal hacia la región cefálica, aunque siempre es distinguible. En la región cefálica la cutícula suele ser lisa. Los tubérculos aparecen también en las patas, son más pequeños en el segundo y tercer par de patas, y es liso o aparecen algunos tubérculos muy pequeños en el primer par de patas. Son transparentes.

Presentan manchas oculares en la región cefálica.

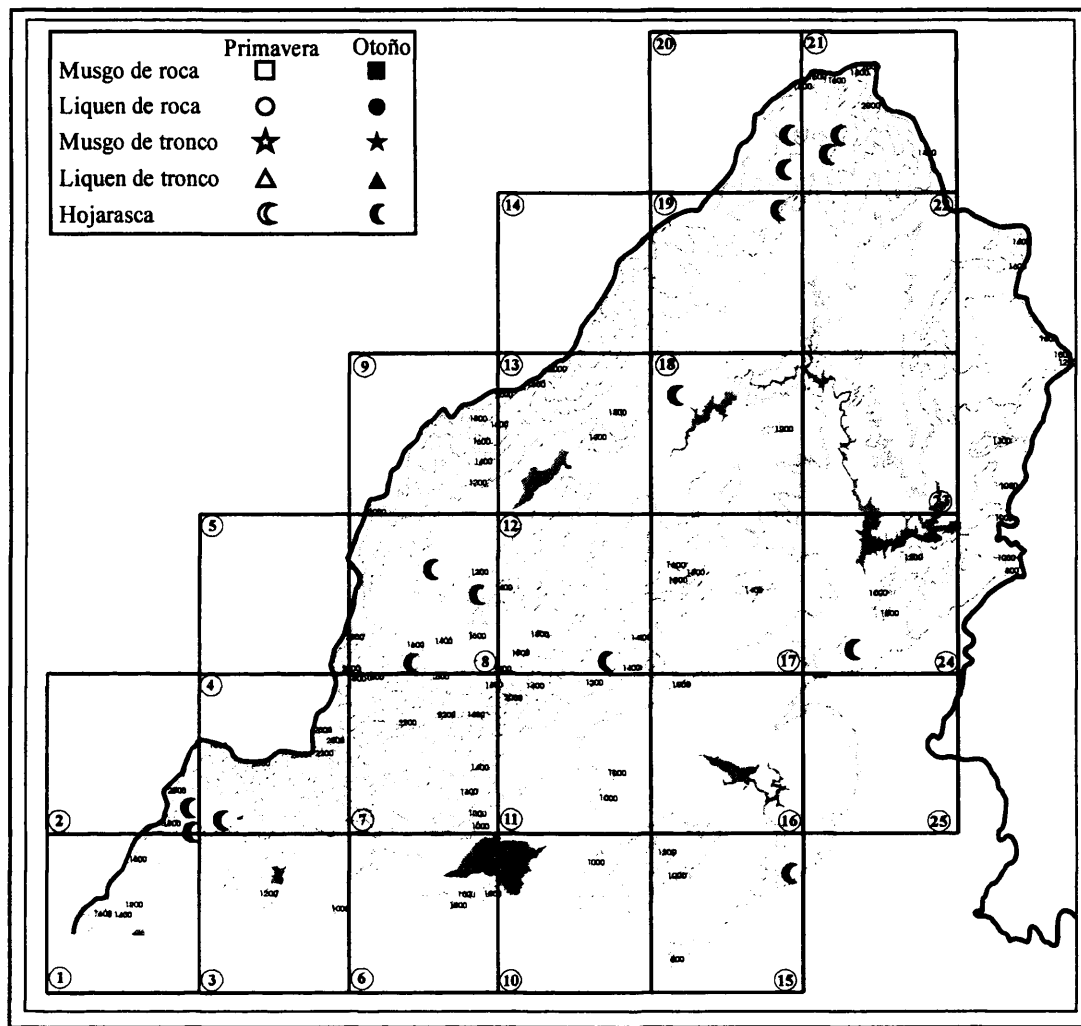


Figura 5.3.14: Distribución de *Diphascion (Diphascion) granifer* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

Tienen *goccia* entre el tubo bucal y el tubo faríngeo (Figura 5.3.15.B). El tubo faríngeo es estrecho, el diámetro mide menos de 2 μm (Ramazzotti y Maucci, 1983) y tiene una longitud mayor que la del bulbo faríngeo. Éste es ovalado y contiene apófisis bien visibles, 2 macroplacoides con forma de gránulos, y *septula*, aunque existen dudas sobre si se trata de la *septula* o de los microplacoides (Figura 5.3.15.C). El primer macroplacoide es un poco más largo y grueso que el segundo.

Las diplouñas de cada pata, externa e interna, son de distintos tamaños entre sí, sobre todo en el cuarto par de patas (Figura 5.3.15.D). La rama principal de la diplouña externa, en el cuarto par de patas, es más fina y alargada que la rama principal de la diplouña interna (Figura 5.3.15.D) (como ocurre en las diplouñas de *Ramazzottius oberhaeuseri*).

No se conocen los huevos de esta especie.

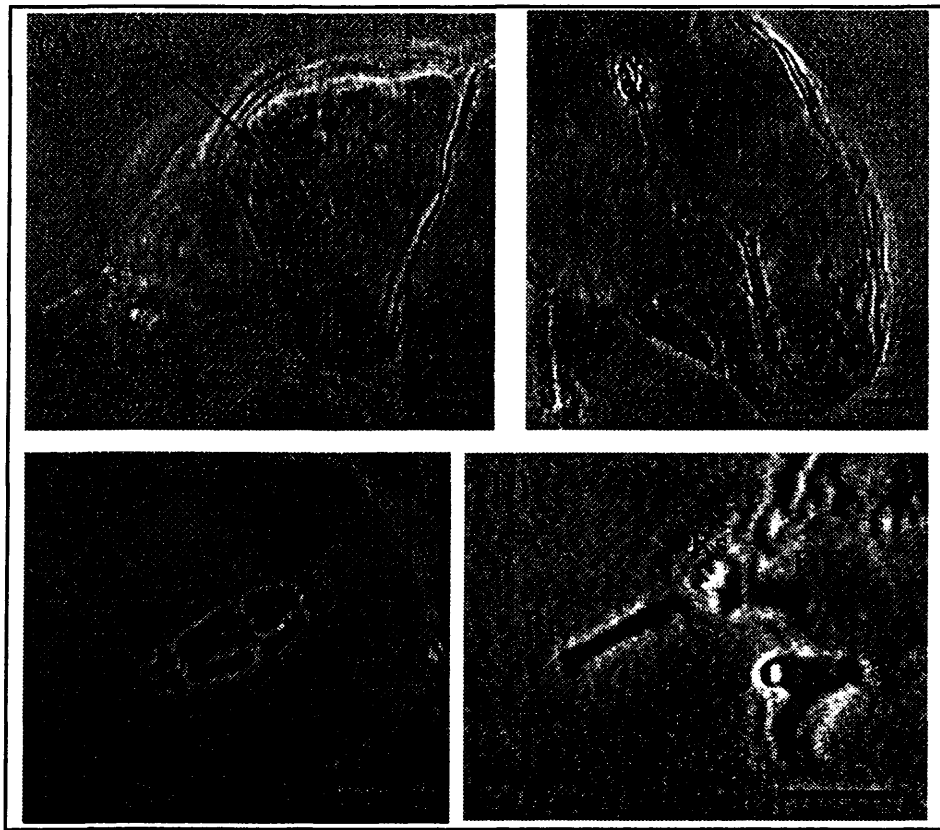


Figura 5.3.15: Imágenes de algunas estructuras de *Diphascion (Diphascion) nodulosum*. (A) Detalle de la escultura en la región posterior del cuerpo; (B) aparato bucofaringeo; (C) contenido del bulbo faríngeo; y (D) diplouñas del cuarto par de patas. La flecha en (A) señala la cutícula y en (B) la *goccia*. M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; m/s = microplacoides/*septula*; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; DE = diplouña externa; DI = diplouña interna. Barras = 0,01 mm.

2.- Material estudiado

En la población estudiada de *Diphascion (Diphascion) nodulosum*, que es de HP, se han encontrado 2 individuos (Tabla 5.3.19). No se han detectado ni huevos ni cutículas de esta especie.

Tabla 5.3.19: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Diphascion (Diphascion) nodulosum*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
12.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2										2
N° Puntos	N° muestras	N° ejemplares					N° ejemplares					Total
Total	estudiadas	Primavera					Otoño					
1	1	2					0					2

3.- Variabilidad poblacional

Los dos ejemplares estudiados presentaban manchas oculares. Los individuos de esta especie en la Sierra tenían una longitud total media de 501 μm , una desviación estándar de 70 μm , un valor mínimo de 451 μm y uno máximo de 550 μm .

4.- Autoecología

Los valores de las variables ambientales en donde se ha encontrado esta especie son muy bajos comparados con los intervalos obtenidos en el conjunto del estudio (Tabla 5.3.20).

La especie ha aparecido en las acículas de un pinar de *Pinus sylvestris* (Tabla 5.3.20).

Diphascon (Diphascon) nodulosum se ha encontrado con *Astatumen trinacriae*, *Macrobiotus terminalis* y *Murrayon dianeae*. En la biocenosis apareció con ácaros, nematodos, rotíferos, colémbolos y poliquetos.

Tabla 5.3.20: Valores de las variables ambientales estudiadas donde se ha encontrado *Diphascon (Diphascon) nodulosum*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Punto	Alt	Veg	Muestra	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
12.2	1600	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	13	0	30	0	1,51	P	<i>Pinus sylvestris</i>

5.- Discusión

Diphascon (Diphascon) nodulosum se distingue por ser una especie del subgénero *Diphascon*, con dos macroplacoides con forma de gránulos y una cutícula con escultura con forma de polígonos irregulares. En la Tabla 5.3.18 se presentan las diferencias y semejanzas entre las especies de *Diphascon (Diphascon)*, que presenta dos macroplacoides que han aparecido en este trabajo y otras especies cercanas. La forma de los macroplacoides, de gránulo, y la escultura de la cutícula, diferencian a *Diphascon (Diphascon) nodulosum* del resto de las especies (Tabla 5.3.18).

6.- Distribución

Diphascon (Diphascon) nodulosum se ha citado en Norte América (la localidad tipo está en Wisconsin), Europa y Oceanía. Ha aparecido en España, en la Comunidad de Madrid (en el Puerto de Canencia, localidad 12.2 del presente trabajo) (Guil, 2002).

En la Figura 5.3.16 se presenta la distribución de la especie en la zona estudiada, que se restringe a un punto en el centro.

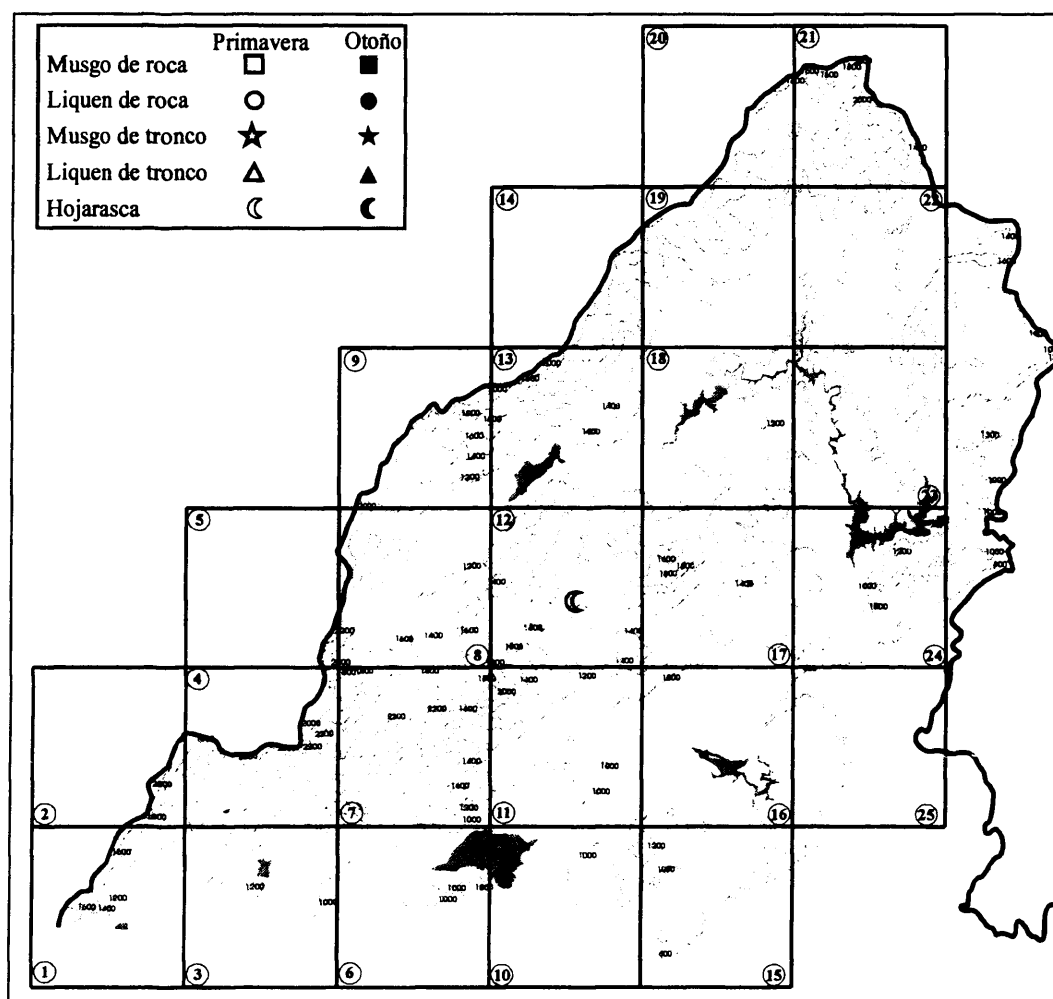


Figura 5.3.16: Distribución de *Diphascón (Diphascón) nodulosum* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.9.- *Diphascón (Diphascón) pingue* (Marcus, 1936)

Sinonimia: *Hypsibius (Diphascón) pingue* Marcus, 1936

1.- Descripción morfológica

El cuerpo de los individuos de esta especie es largo y macizo, y presenta las patas cortas. La cutícula es lisa y son transparentes.

No tiene manchas oculares en la región cefálica.

La apertura bucal es anteroventral (Figura 5.3.17.A). El tubo bucal y el tubo faríngeo son estrechos (Figuras 5.3.17.A y 5.3.17.B). El tubo faríngeo es largo (Figura 5.3.17.B), casi tanto como el bulbo faríngeo. Los estiletes están muy cerca del tubo bucal. El soporte de los estiletes está curvado hacia la región dorsal del cuerpo. Entre el tubo bucal y el tubo faríngeo está la *goccia* (Figuras 5.3.17.A y 5.3.17.B). El bulbo faríngeo es ovalado y contiene apófisis, 3 macroplacoides con forma de bastoncillo, microplacoides y *septula* (Figura 5.3.17.C). Los macroplacoides tienen una longitud creciente en sentido anteroposterior, es decir, desde el primero al tercero (Figura 5.3.17.C).

Las dos diplouñas de cada pata, externa e interna, tienen longitudes distintas entre sí (Figura 5.3.17.D). Las ramas, principal y secundaria, de una misma pata tienen el

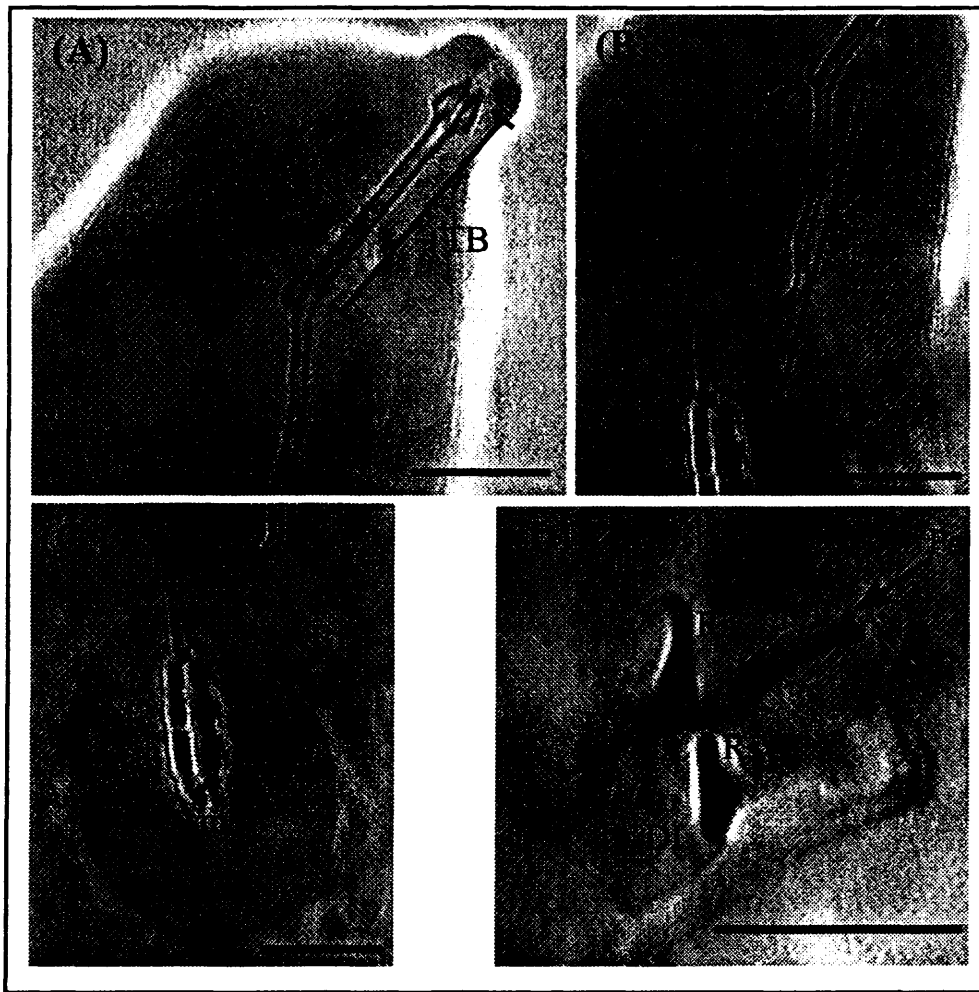


Figura 5.3.17: Imágenes de algunas estructuras de *Diphascon* (*Diphascon*) *pingue*. (A) Apertura bucal y tubo faríngeo; (B) tubo faríngeo y parte del bulbo faríngeo; (C) contenido del bulbo faríngeo; y (D) diplouñas del segundo par de patas. TB = tubo bucal; TF = tubo faríngeo; Bf = bulbo faríngeo; M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; M3 = tercer macroplacoide; m = microplacoides; s = *septula*; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; DE = diplouña externa; DI = diplouña interna; Pa = puntas accesorias. Barras = 0,01 mm.

mismo ancho. Las ramas principales de las diplouñas tienen puntas accesorias (Figura 5.3.17.D).

No se han encontrado huevos asignables a esta especie.

2.- Material estudiado

Esta especie se ha encontrado en 17 puntos de muestreo y en 22 muestras, con una o dos muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.21). En las 22 poblaciones se han contabilizado un total de 65 individuos, que no se han podido sexar (Tabla 5.3.21). Estas poblaciones han aparecido en MRP, HP y HO (Tabla 5.3.21). No se han encontrado ni cutículas ni huevos asignables a esta especie.

3.- Variabilidad poblacional

Tabla 5.3.21: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Diphascon* (*Diphascon*) *pin-*
gue. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Ho	T	He	Ma	J	Ho	
1.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	1					8					9
2.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	1					1					2
2.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H						1					2
4.2	MR	1										1
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
4.3	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	2										2
6.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	3										3
8.3	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H						2					2
11.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H						2					2
11.3	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H						6					6

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total		
		T	He	Ma	J	Ho	T	He	Ma	J	Ho			
12.1	MR	2										2		
	LR											0		
	MT											0		
	LT											0		
	H											0		
12.3	MR											0		
	LR											0		
	MT											0		
	LT											0		
	H	1										1		
13.2	MR											0		
	LR											0		
	MT											0		
	LT											0		
	H	2					1					3		
16.3	MR											0		
	LR											0		
	MT											0		
	LT											0		
	H	14										14		
18.3	MR	3										3		
	LR											0		
	MT											0		
	LT											0		
	H	10										10		
19.2	MR	1										1		
	LR											0		
	MT											0		
	LT											0		
	H											0		
19.3	MR											0		
	LR											0		
	MT											0		
	LT											0		
	H	1										1		
20.1	MR											0		
	LR											0		
	MT											0		
	LT											0		
	H						1					1		
20.3	MR											0		
	LR											0		
	MT											0		
	LT											0		
	H						1					1		
N° Puntos Total		N° muestras estudiadas					N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño	Total	
		17					22					42	23	65

Un 59% de los ejemplares estudiados no presentaban manchas oculares, un 12% sí las presentaba y en un 29% no se ha podido determinar su presencia o su ausencia.

Los individuos de esta especie en la Sierra tenían una longitud media de 388 μm , con una desviación estándar de 63 μm , un valor mínimo de 264 μm y un valor máximo de 528 μm . Los ejemplares encontrados por Ramazzotti y Maucci (1983) tenían una longitud máxima de 240 μm , por debajo incluso del valor mínimo encontrado en la Sierra.

4.- Autoecología

En la Tabla 5.3.22 se especifican los valores de las variables ambientales estudiadas, donde ha aparecido *Diphascon* (*Diphascon*) *pingue*. La mayoría de las variables presentaban valores medios o bajos dentro de los intervalos obtenidos en el conjunto del estudio, excepto la temperatura que tenía un intervalo similar al encontrado en el estudio completo (Tabla 5.3.22).

Tabla 5.3.22: Valores de las variables ambientales estudiadas donde se ha encontrado *Diphascon* (*Diphascon*) *pingue*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Punto	Alt	Veg	Muestra	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.2	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	21	0	378	0	0,35	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	22	0	38	0	0,44	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
2.1	1200	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	18	2,1	100	0	0,26	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			HO	22	0	18	0	2,11	P	<i>Pinus sylvestris</i>
2.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	19	0	17	0	0,80	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
4.2	1500	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	20	0	55	40	0,80	O	<i>Hypnum cupressiforme</i>
4.3	1240	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	25	0	444	0	0,41	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
6.1	940	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	21	0	50	0	0,88	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
8.3	1440	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	HO	13	0	12	0	0,74	P	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>
11.1	1260	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	16	0	16	0	2,03	P	<i>Pinus sylvestris</i>
11.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	18	0	200	0	0,94	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	19	0	18	51	0,42	P	<i>Hedwigia stellata</i>
12.3	1360	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	12	1,6	79	0	0,94	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
13.2	1520	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	HP	15	0	31	0	1,74	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			HO	21	0,7	20	0	1,34	P	<i>Pinus sylvestris</i>
16.3	880	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	24	0	300	0	1,77	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
18.3	1120	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	20	0	88	0	0,56	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			MRP	21	1,5	255	35	0,59	P	<i>Antitrichia californica</i>
19.2	1160	<i>Pinus pinea</i>	MRP	25	0	21	55	0,43	N	<i>Hypnum cupressiforme</i>
19.3	1220	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	0	35	0	1,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
20.1	1420	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>	HO	15	0	0,3	0	1,27	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>
20.3	1400	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	14	0	12	0	0,47	P	<i>Quercus pyrenaica</i>

La especie ha aparecido principalmente en robledales y en pinares de *Pinus sylvestris* (Tabla 5.3.22).

Se ha encontrado con frecuencia con *Hypsibius dujardini*, *Macrobiots richtersi*, *Hypsibius convergens* e *Isohypsibius prosostomus*. Apareció siempre en la biocenosis con ácaros, nematodos y rotíferos, y con menos frecuencia, con colémbolos y larvas de quironómido.

5.- Discusión

La especie *Diphascon (Diphascon) pingue* se distingue del resto de las especies del subgénero *Diphascon* por tener la cutícula lisa, tres macroplacoides con forma de bastoncillo corto, microplacoides y *septula*, y los macroplacoides con tamaños crecientes del primero al tercero. En la Tabla 5.3.23 se especifican las diferencias y semejanzas de *Diphascon (Diphascon) pingue* con un grupo de especies similares que, a diferencia de ella, tienen los macroplacoides con forma de bastoncillo largo. En la Tabla 5.3.24 se detallan las diferencias y semejanzas entre las especies del subgénero *Diphascon*, cercanas a *Diphascon (Diphascon) pingue*, que tienen tres macroplacoides, la cutícula lisa, una única *goccia*, la base de las diplouñas es lisa y no tienen ni *pseudoseptulum*, ni barreras cuticulares alrededor de las diplouñas. Se puede realizar una primera división dentro de este grupo de especies, entre aquéllas con macroplacoides con forma de bastoncillos cortos y aquéllas con macroplacoides con forma de bastoncillo muy corto casi de gránulo (Pilato y Binda, 1997) [*D. (D.) alpinum* y *D. (D.) chilense*] (Tabla 5.3.24). Entre las especies con los macroplacoides con forma de bastoncillo corto *D. (D.) maucii* se distingue porque no tienen microplacoides y las *septula* son muy pequeña. El resto de especies que queda se conoce como *Diphascon* grupo *pingue* [que está formado por: *Diphascon (Diphascon) pingue*, *D. (D.) victoriae*, *D. (D.) polare*, *D. (D.) dastychi*, *D. (D.) australianum*, *D. (D.) mitrense*, *D. (D.) claxtonae* y *D. (D.) pinguiforme*] (Pilato y Binda, 1999; Pilato *et al.*, 1999). El grupo *pingue* se puede subdividir en aquellas especies con microplacoides muy pequeños [*D. (D.) australianum*, *D. (D.) mitrense*, *D. (D.) claxtonae* y *D. (D.) pinguiforme*] y aquéllas con microplacoides bien visibles [*Diphascon (Diphascon) pingue*, *D. (D.) victoriae*, *D. (D.) dastychi* y *D. (D.) polare*] (Tabla 5.3.24). *D. (D.) polare* se diferencia de las otras especies de su grupo porque presenta una *goccia* que no está esclerificada uniformemente (Tabla 5.3.24). *Diphascon (Diphascon) pingue* se diferencia de *D. (D.) victoriae* y *D. (D.) dastychi* porque presenta macroplacoides con tamaños crecientes del primero al tercero (Tabla 5.3.24) y el tamaño de los macroplacoides es menor (Pilato y Binda, 1997 y 1999). Además, *D. (D.) victoriae* tiene el primer y el segundo macroplacoides de tamaños similares y la diferencia de tamaño entre los dos primeros macroplacoides y el tercero es mayor que en

Tabla 5.3.23: Diferencias y semejanzas entre *Diphascon* (*Diphascon*) *pingue* y las especies del subgénero *Diphascon* (*Diphascon*) con tres macroplacoides con forma de bastoncillos largos y microplacoides, que aparecen en este trabajo y con otras especies cercanas del subgénero. 1 = información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983; 2 = información obtenida de Bertolani, Guidetti y Rebecchi, 1994b; 3 = información obtenida de Ito, 1995; 4 = información obtenida de Schuster, 1999; 5 = información obtenida de Vargha, 1995; 6 = información obtenida de Dastyeh, 1984b. D. (D) = *Diphascon* (*Diphascon*). BL = forma de bastoncillo largo; BC = forma de bastoncillo corto; A = Ausente; P = Presente; C1 = granulación fina; C2 = gránulos poligonales; * = tamaño relativo entre los macroplacoides presentes; M1 = primer macroplacoides; M2 = segundo macroplacoides; M3 = tercer macroplacoides; TR = tamaño relativo de los macroplacoides; TR1 = M1<M2<M3; TR2 = M1=M2<M3; TR3 = M2<M1<M3; PI = primer par de patas; PII = segundo par de patas; PIII = tercer par de patas; PIV = cuarto par de patas. En negrita se indican las especies que han aparecido en este trabajo

	<i>D. (D.) pingue</i> ¹	<i>D. (D.) higginsii</i> ¹	<i>D. (D.) humicus</i> ²	<i>D. (D.) bidroption</i> ³	<i>D. (D.) nobile</i> ¹	<i>D. (D.) birkehoft</i> ⁴	<i>D. (D.) ihrosi</i> ⁵	<i>D. (D.) mirabilis</i> ⁶
Forma macroplacoides	BC	BL	BL	BL	BL	BL	BL	BL
Cutícula	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa/C1	C1	C2
<i>Septulum</i>	P	P	A	A	A	P	P	P
Barrera cuticular en PI a PIII	A	P	A	P	P	P	A	P
Numero <i>goccia</i>	1	1	1	2	1	1	1	1
<i>Pseudoseptulum</i>	A	A	A	A	A	A	A	P
Tamaño M1, M2, M3*	TR1	TR1	TR1	TR1	TR2	TR2	TR2	TR3
Base diploúñas PIV	Lisa	Lisa	Lisa	Espinas	Espinas	Espinas	Espinas	Espinas

Tabla 5.3.24: Diferencias y semejanzas entre *Diphascon* (*Diphascon*) *pingue* y las especies del subgénero *Diphascon* (*Diphascon*) con tres macroplacoides con forma de bastoncillos cortos, base de las diplouñas del cuarto par de patas lisa, cutícula lisa, sin pseudoseptulum ni barreras cuticulares en las diplouñas, que aparecen en este trabajo y con otras especies cercanas del subgénero. 1 = información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983; 2 = información obtenida de Pilato y Binda, 1999; 3 = información obtenida de Pilato y Binda, 1997; 4 = información obtenida de Pilato y Binda, 1998; 5 = información obtenida de Pilato, Binda y Quattiri, 1999; 6 = información obtenida de Dastych y McInnes, 1996. D. (D) = *Diphascon* (*Diphascon*). + = especies del *Diphascon* grupo *pingue*. BC = bastoncillo corto; G = de gránulo; A = Ausente; P = Presente; * = microplacoides muy pequeño; ** = *septula* muy pequeño; *** = tamaño relativo entre los macroplacoides presentes; M1 = primer macroplacoides; M2 = segundo macroplacoides; M3 = tercer macroplacoides; TR = tamaño relativo entre los macroplacoides; TR1 = M1<M2<M3; TR2 = M1=M2<M3; TR3 = M2<M1<M3; TR4 = M1=M2=M3; TR5 = M1~M2~M3; P1 = primer par de patas; PII = segundo par de patas; PIII = tercer par de patas; PIV = cuarto par de patas. En negrita la especie que aparece en este trabajo.

	D. (D.) <i>pingue</i> ¹⁺	D. (D.) <i>victoriae</i> ²⁺	D. (D.) <i>dastychi</i> ²⁺	D. (D.) <i>polare</i> ²⁺	D. (D.) <i>pinguiforme</i> ³⁺	D. (D.) <i>australianum</i> ⁴⁺	D. (D.) <i>mitrense</i> ⁵⁺	D. (D.) <i>claxtonae</i> ⁴⁺	D. (D.) <i>maucii</i> ⁶	D. (D.) <i>alpinum</i> ¹	D. (D.) <i>chilense</i> ¹
Forma macroplacoides	BC	BC	BC	BC	BC	BC	BC	BC	BC	G/BC	G/BC
Microplacoides	P	P	P	P	P*	P*	P*	P*	A	P	P
<i>Goccia</i> uniformemente esclerificada	SÍ	SÍ	SÍ	NO	SÍ	SÍ	SÍ	SÍ	SÍ	SÍ	SÍ
Tamaño M1, M2, M3***	TR1	TR2	TR3	TR4	TR2	TR3	TR3	TR3	TR1	TR1	TR5
<i>Septulum</i>	P	P	P	P	P	P	P	P**	P**	P	P

Diphascon (Diphascon) pingue. *D. (D.) dastychi*, por otro lado, también se puede distinguir de *Diphascon (Diphascon) pingue* porque su primer macroplacoide es mayor o igual que el segundo y porque tiene las uñas más largas (Pilato y Binda, 1999).

6.- Distribución

Diphascon (Diphascon) pingue se ha citado en Europa (la localidad tipo está en Alemania), Asia, el continente americano y la Antártida. Se ha encontrado en la Comunidad de Madrid, en la Acebeda y junto a la estación Biológica de "El Ventorrillo" (puntos de muestreo 19.3 y 4.2 de este trabajo, respectivamente) (Guil, 2002).

En la Figura 5.3.18 se detalla la distribución de la especie en la región estudiada. Dicha distribución se extiende por una franja norte-sur que recorre la Sierra occidental y por otra franja, perpendicular a la anterior, que recorre la zona media de la región estudiada en dirección noroeste-sudeste.

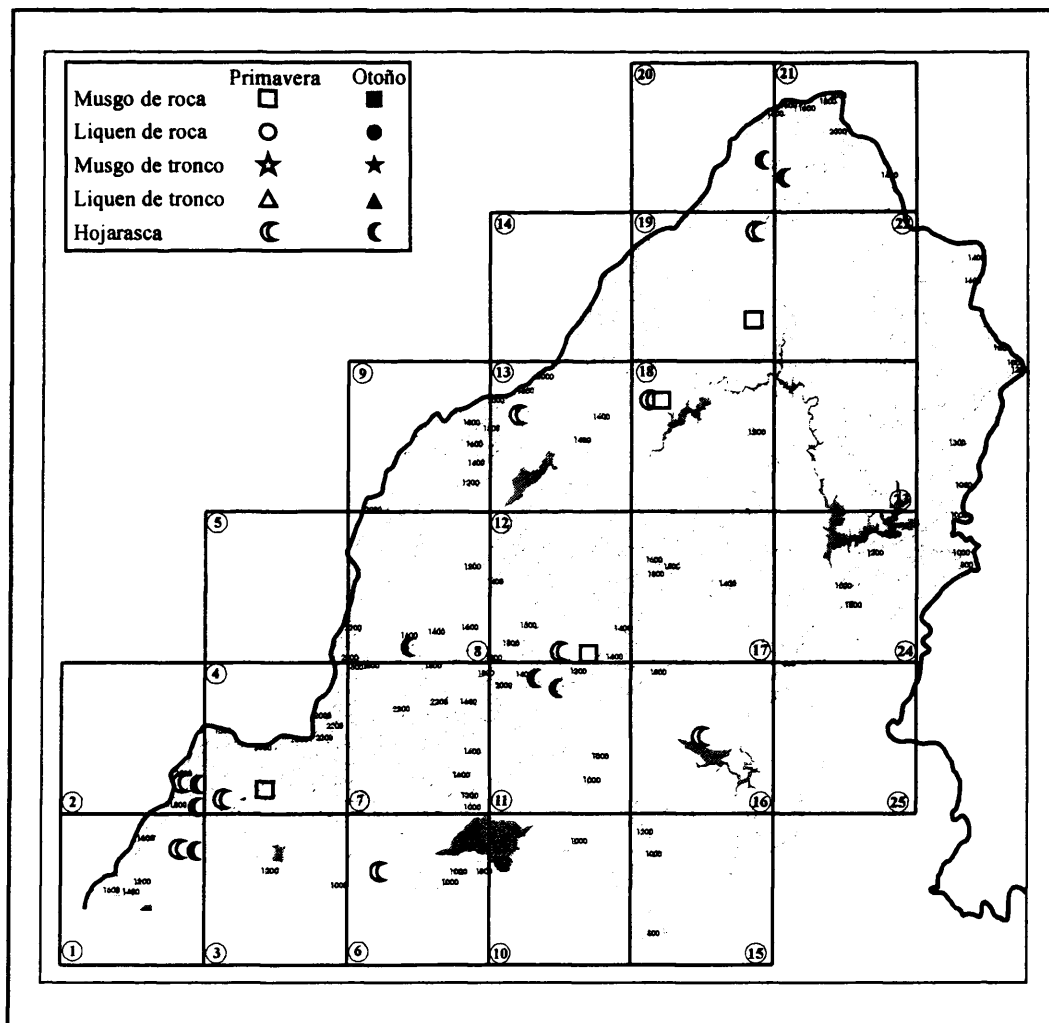


Figura 5.3.18: Distribución de *Diphascon (Diphascon) pingue* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.10.- *Diphascon (Diphascon) recamieri* (Richters, 1911)

Sinonimias: *Hypsibius (Diphascon) recamieri* Marcus, 1936 et Auct.

Isohypsibius recamieri Richters, 1911

1.- Descripción morfológica

El cuerpo de los ejemplares de esta especie es fino y alargado. La cutícula es lisa y son transparentes.

Tienen manchas oculares en la región anterior de la cabeza.

El tubo bucal es estrecho (Figura 5.3.19.A), el diámetro mide entre 1,8 y 2,2 μm (Ramazzotti y Maucci, 1983). El tubo faríngeo es muy largo, casi el doble de la longitud del bulbo faríngeo (Figura 5.3.19.A). Entre el tubo bucal y el tubo faríngeo está la *goccia* (Figura 5.3.19.A y 5.3.19.B). El bulbo faríngeo es ovalado, y contiene apófisis, 2

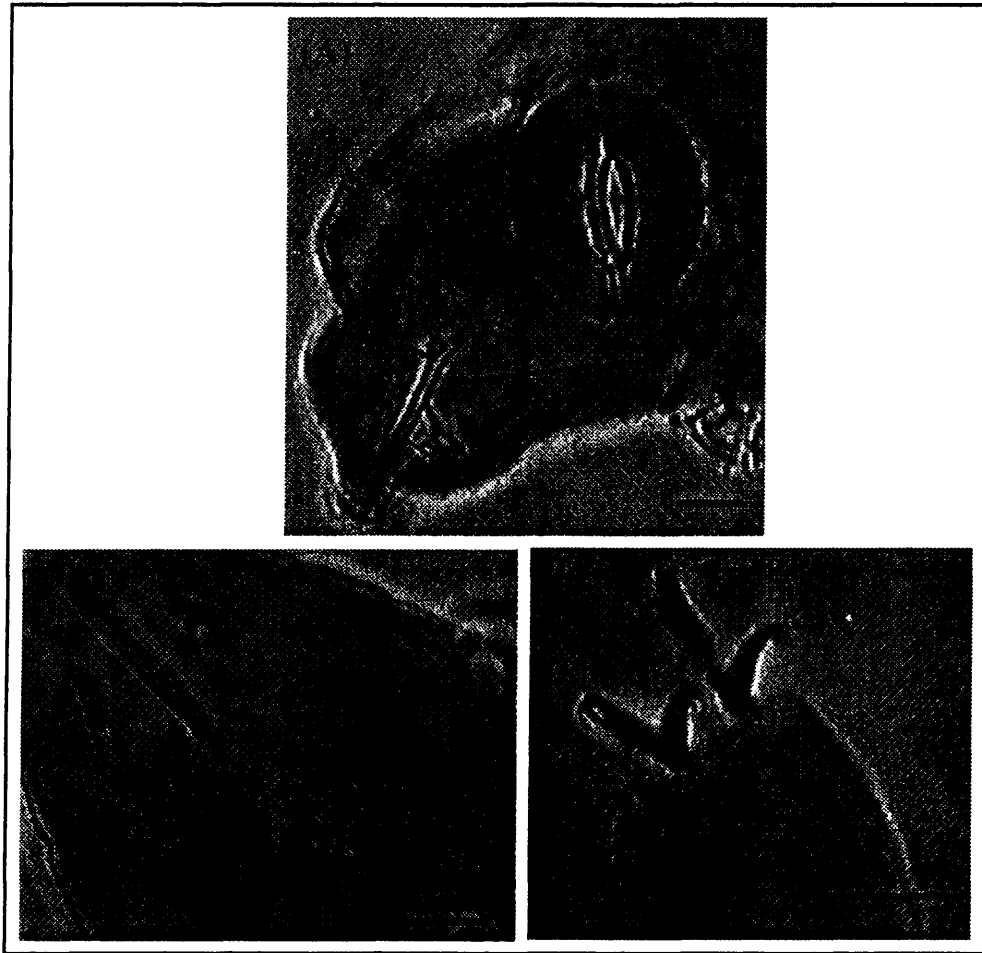


Figura 5.3.19: Imágenes de algunas estructuras de *Diphascon (Diphascon) recamieri*. (A) Aparato bucofaríngeo; (B) *goccia*; y (C) diplouñas del segundo par de patas. TB = tubo bucal; TF = tubo faríngeo; M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; m = microplacoides; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; DE = diplouña externa; DI = diplouña interna; Pa = puntas accesorias. Barras = 0,01 mm.

macroplacoides, con forma de bastoncillo largo, y microplacoides (Figura 5.3.19.A). El primer macroplacoide es más largo que el segundo (Figura 5.3.19.A) y presenta un estrechamiento, que cuando es muy profundo divide al macroplacoide en dos placoides distintos.

Las diplouñas de cada pata, externa e interna, tienen tamaños diferentes entre sí, pero conservan la misma forma (Figura 5.3.19.C). La diplouña externa tiene la rama principal más larga que la rama secundaria y que la rama principal de la diplouña interna (Figura 5.3.19.C). Las ramas principales, tanto de la diplouña interna como de la externa, poseen dos puntas accesorias que son robustas (Figura 5.3.19.D). El tramo común entre la rama principal y la rama secundaria de cada diplouña es corto (Figura 5.3.19.C), es decir, la rama secundaria se inserta en el primer tercio de la rama principal.

No se han encontrado huevos.

2.- Material estudiado

Esta especie se ha encontrado en 3 puntos de muestreo y en 3 muestras (Tabla 5.3.25). Han aparecido 3 individuos que son de hojarasca, tanto de primavera como de otoño (Tabla 5.3.25). No se han encontrado huevos ni cutículas asignables a esta especie.

Tabla 5.3.25: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Diphascon* (*Diphascon*) *reca-mieri*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
16.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					0
18.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
N° Puntos	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
3	3	1					2					3

3.- Variabilidad poblacional

El ejemplar de una de las poblaciones, de HO, presentaba barreras cuticulares en los tres primeros pares de patas, cuando en las descripciones consultadas no se mencionan. De los tres ejemplares estudiados dos, los de HO, presentaban manchas oculares.

Los individuos de la Sierra tenían una longitud total media de 502 μm , una desviación estándar de 66 μm , un valor mínimo de 440 μm y un valor máximo de 572 μm . Los ejemplares encontrados por Ramazzotti y Maucci (1983) tenían una longitud entre 290 y 416 μm , un valor mínimo muy por debajo del encontrado en la Sierra, aunque los intervalos tienen amplitudes similares.

4.- Autoecología

Diphascon (Diphascon) recamieri en general se encontró en muestras con valores bajos en las variables ambientales estudiadas si los comparamos con los intervalos obtenidos en el conjunto del estudio para las diferentes variables, excepto los valores de la temperatura que son altos (Tabla 5.3.25).

La especie se ha encontrado en una dehesa y en un pinar de *Pinus nigra*, aunque siempre en hojarasca (Tabla 5.3.25).

Esta especie apareció en primavera con *Diphascon (Diphascon) scoticum*, *Hypsibius dujardini*, *Macrobiotus harmsworthi* y *Macrobiotus hyperboreus*, y en otoño con *Hypsibius convergens*, *Isohypsibius marcellinoi*, *Macrobiotus pallarii*, *Macrobiotus richtersi*, *Milnesium tardigradum* y *Ramazzottius oberhauseri*. En la biocenosis siempre cohabitaba con nematodos y rotíferos, y en la mitad de las muestras apareció con ácaros, oligoquetos y larvas de quironómido.

Tabla 5.3.26: Valores de las variables ambientales estudiadas donde se ha encontrado *Diphascon (Diphascon) recamieri*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Punto	Alt	Veg	Muestra	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.1	1100	<i>Pinus nigra</i>	HP	20	3,3	126	0	3,50	P	<i>Pinus nigra</i>
16.1	880	Matorral xerófilo	HO	23	0	600	0	0,30	P	<i>Isothecium myosuroides</i> + <i>Hypnum cuppresiforme</i>
18.2	1060	<i>Quercus rotundifolia</i>	HO	15	0,9	50	0	0,97	P	<i>Quercus rotundifolia</i>

5.- Discusión

Diphascon (Diphascon) recamieri pertenece al grupo de especies del subgénero *Diphascon* con dos macroplacoides. Se distingue del resto de las especies de este grupo por tener los macroplacoides con forma de bastoncillos largos, la cutícula lisa y microplacoides. En la Tabla 5.3.18 se describen las diferencias y semejanzas entre las especies del subgénero *Diphascon* que tienen dos macroplacoides que aparecen en este trabajo y con otras especies cercanas al subgénero. Dentro del grupo de especies con dos macroplacoides con forma de bastoncillo largo, se distinguen aquellas especies con la cutícula lisa [*Diphascon (Diphascon) recamieri*, *D. (D.) secchii* y *D. (D.) burti*] y aquéllas que tienen algún tipo de escultura [*D. (D.) rugocaudatum* y *D. (D.) granifer*] (Tabla 5.3.18). *Diphascon (Diphascon) recamieri* se diferencia de *D. (D.) secchii* y *D. (D.) burti* porque presenta microplacoides y no tiene ni *pseudoseptulum*, ni barreras cuticulares en las diplouñas (Tabla 5.3.18). Respecto a este último punto, hay que señalar que en la Sierra sí han aparecido ejemplares de *Diphascon (Diphascon) recamieri* con barreras cuticulares.

6.- Distribución

Diphascon (Diphascon) recamieri se ha citado en Europa (la localidad tipo está situada en Spitsbergen), Asia, el continente americano y el Ártico. En España sólo se ha citado en dos localidades de la Comunidad de Madrid, en Villalba y en la Casa de Campo (Mihelcic, 1954).

En la Figura 5.3.20 se detalla la distribución de la especie en el área estudiada, que se reduce a tres puntos distanciados entre sí, y ubicados en el centro de la región, el centro-norte, y el sudoeste.

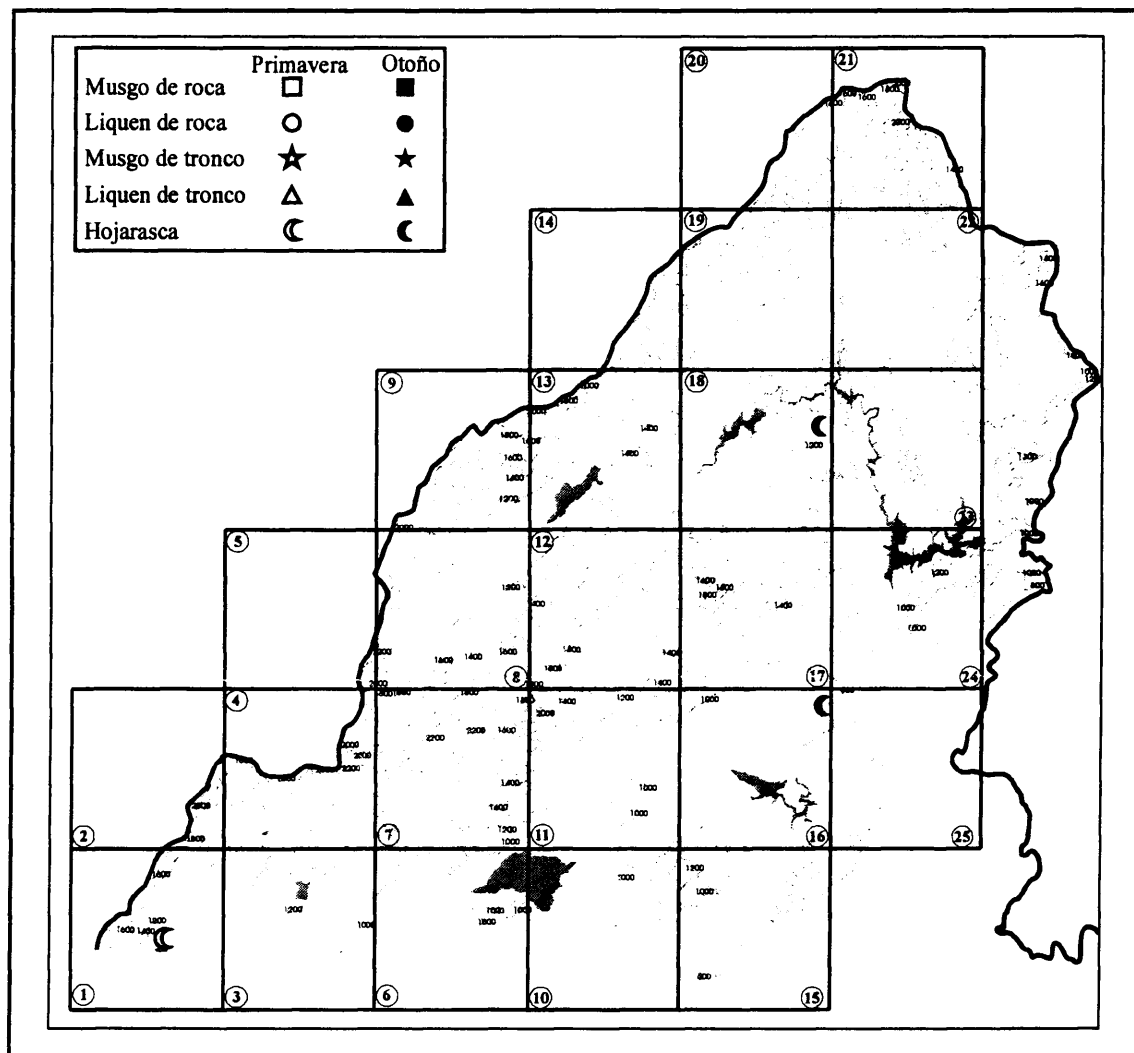


Figura 5.3.20: Distribución de *Diphascion* (*Diphascion*) *recamieri* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

Género *Doryphoribius* Pilato, 1969

Diagnos del Género (según Ramazzotti y Maucci, 1983).

El tubo bucal es rígido y presenta lámina ventral.

Las diplouñas son de tipo *isohypsibius*.

Especie tipo: *Doryphoribius doryphorus* (Binda y Pilato, 1969)

[antes *Hypsibius (Hypsibius) doryphorus* Binda y Pilato, 1969]

5.3.3.11.- *Doryphoribius flavus* (Iharos, 1966)

Sinonimias: *Hypsibius flavus* Iharos, 1966

Isohypsibius flavus (Iharos, 1966)

Hypsibius (Isohypsibius) flavus (Iharos, 1966)

Hypsibius (Doryphoribius) citrinus Maucci, 1972

Doryphoribius citrinus (Maucci, 1972)

1.- Descripción morfológica

Los ejemplares de esta especie tienen el cuerpo macizo, las patas cortas y gruesas y son de color rojo-anaranjado. La cutícula presenta un diseño reticulado con áreas poligonales (Figura 5.3.21.A). Dicha escultura se extiende por toda la superficie dorsal del cuerpo y la parte externa de las patas.

La región cefálica presenta la zona frontal abombada (Figura 5.3.21.B). No tiene lamelas alrededor de la boca. Poseen manchas oculares.

La apertura bucal es anteroventral (Figura 5.3.21.B). Los estiletes son macizos, están curvados y tienen una furca robusta. El bulbo faríngeo es redondo y contiene apófisis que son gruesas y 2 macroplacoides con forma de bastoncillos robustos, pero no tiene microplacoides (Figura 5.3.21.B). El primer macroplacoide es una vez y media más largo que el segundo (Figura 5.3.21.B), y presenta un estrechamiento en su zona media.

Las diplouñas externa e interna son de tipo *isohypsibius*, son macizas y tienen tamaños distintos entre sí (Figura 5.3.21.C). Las ramas principales tienen puntas accesorias robustas. El tramo común entre la rama principal y la secundaria es corto y grueso (Figura 5.3.21.C). Cada pata tiene una *gibbosità* encima de las diplouñas. Presentan lúnulas en la base de las diplouñas (Figura 5.3.21.C).

Ponen de 2 a 7 huevos, esféricos y amarillentos, dentro de la exuvia.

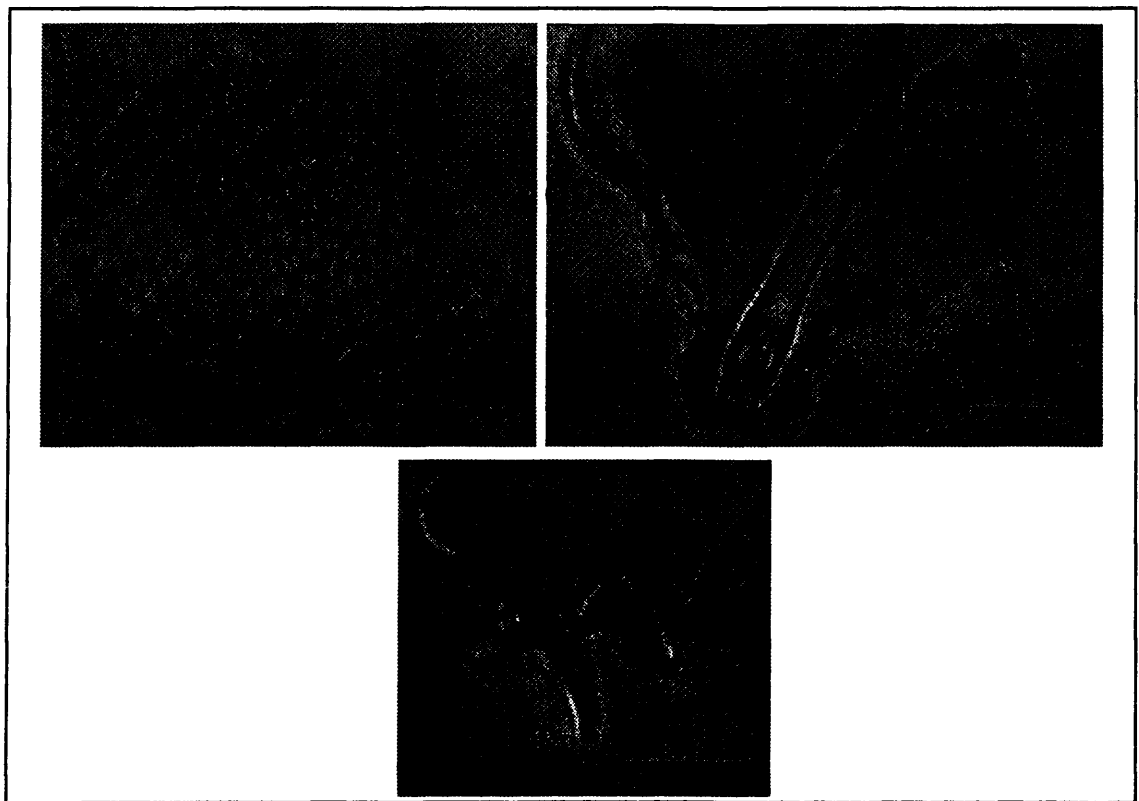


Figura 5.3.21: Imágenes de algunas estructuras de *Doryphoribius flavus*. (A) Detalle de la escultura de la cutícula; (B) aparato bucofaringeo; y (C) diplouñas del segundo par de patas. La flecha en (B) indica la zona abombada de la cabeza. M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; DI = diplouña interna; DE = diplouña externa; Rp = ramas principales; Rs = ramas secundarias; Lu = lúnulas. Barras = 0,01 mm.

2.- Material estudiado

La especie se ha encontrado en 19 puntos de muestreo y en 24 muestras, con una o dos muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.27). En las 24 poblaciones han aparecido 79 individuos, 3 de ellos hembras (se les veían huevos en las gonádas por transparencia) y uno juvenil, saliendo de un huevo (Tabla 5.3.27). Todas las muestras son de hojarasca, tanto de primavera como de otoño (Tabla 5.3.27). Las hembras y el juvenil han aparecido en HO (Tabla 5.3.27). Además, se han encontrado 8 cutículas asignables a la especie, tanto en hojarasca de primavera como de otoño. Dos de estas ocho cutículas tenían huevos en su interior, con 4 y 5 huevos respectivamente dentro de la cutícula, y ambas se encontraron en HO.

En total han aparecido 10 huevos (Tabla 5.3.27), nueve dentro de cutícula y uno dentro de una de las hembras; todos ellos se han hallado en ejemplares localizados en HO (Tabla 5.3.27).

Tabla 5.3.27: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Doryphoribius flavus*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Punto	Muestra	Primavera				Otoño				Total
		T	He	Ma	J	He	Ma	J	He	
1.2	MR									0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H	2				1				3
2.1	MR									0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H					6				6
2.2	MR									0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H					1				1
4.2	MR									0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H	1								1
6.1	MR									0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H	1				3				4
8.1	MR									0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H					2				2
8.2	MR									0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H					4	1		5	4
11.2	MR									0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H	1								1
12.1	MR									0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H					4	1		4	4
15.1	MR									0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H	5				1				6

Punto	Muestra	Primavera				Otoño				Total
		T	He	Ma	J	He	Ma	J	He	
16.3	MR									0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H	11								11
18.3	MR									0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H	3				6				9
19.3	MR									0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H					3				3
20.1	MR									0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H	1				7				8
20.3	MR									0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H					1				1
21.1	MR									0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H					2	1		1	2
21.3	MR									0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H					6				6
24.3	MR									0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H					3				3
25.2	MR									0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H					4				4
N° Puntos Total		N° muestras estudiadas		N° ejemplares Primavera		N° ejemplares Otoño		Total		
19		24		25		54		79		

3.- Variabilidad poblacional

La variabilidad de los individuos estudiados de *Doryphoribius flavus* se ha encontrado en la presencia o ausencia de barreras cuticulares en la base de las diplouñas, que no se suele mencionar en las descripciones consultadas. Sólo en una población, de HO,

todos los ejemplares que la componen presentaban barreras cuticulares.

El 79% de los ejemplares de la Sierra estudiados no tenían manchas oculares, el 17% sí y en el 4% no se ha podido determinar su presencia o ausencia.

Los individuos de esta especie en la Sierra exhibieron una longitud total media de 442 μm , con una desviación estándar de 97 μm , un valor mínimo de 297 μm y un valor máximo de 770 μm . El individuo juvenil medía 121 μm . Los ejemplares encontrados por Ramazzotti y Maucci (1983) median entre 360 y 700 μm , un intervalo similar al encontrado en la Sierra, tanto en su amplitud como en sus límites. Las hembras encontradas tenían una longitud total entre 374 y 440 μm , valores medios y bajos dentro del intervalo total encontrado.

4.- Autoecología

En la Tabla 5.3.28 se especifican los valores de las variables ambientales estudiadas donde ha aparecido *Doryphoribius flavus*. Casi todas las variables presentaron valores medios o bajos si los comparamos con los obtenidos en el conjunto del estudio (Tabla 5.3.28). Sin embargo, la especie apareció en un intervalo de temperatura amplio, prácticamente igual al del conjunto del estudio (Tabla 5.3.28).

La especie se localizó habitualmente en robledales y pinares de *Pinus sylvestris* (Tabla 5.3.28).

Doryphoribius flavus se encontró con *Macrobiotus richersi* e *Hypsibius dujardini* y, con menos frecuencia, con *Diphascon* (*Diphascon*) *nodulosum*, *Hypsibius convergens*, *Macrobiotus pallarii* y *Diphascon* (*Diphascon*) *pingue*. En la biocenosis apareció habitualmente con ácaros, nematodos y rotíferos y, con menos frecuencia, con colémbolos y larvas de quironómido.

5.- Discusión

La especie *Doryphoribius flavus* se distingue del resto de las especies del género *Doryphoribius* porque tiene una escultura reticulada y presenta lúnulas en sus diplouñas. En la Tabla 5.3.29 se detallan las diferencias y semejanzas de las especies del género *Doryphoribius* con dos macroplacoides. Hay un grupo de especies con la cutícula lisa (compuesto por *D. koreanus*, *D. doryphorus*, *D. evelinae*, *D. pilatoi* y *D. macrodon*) y otro grupo que presentan escultura (*Doryphoribius flavus*, *D. dupliglobulatus*, *D. polynetae*, *D. maranguensis* y *D. zyxiglobum*) (Tabla 5.3.29). Las especies con escultura

pueden tener tubérculos o *gibbosità* (*D. dupliglobulatum*, *D. maranguensis* y *D. zyxiglobum*) o no tener ni tubérculos ni *gibbosità* (*Doryphoribius flavus* y *D. polynettae*) (Tabla 5.3.29). *Doryphoribius flavus* se diferencia de *D. polynettae* porque la primera especie tiene lúnulas y la segunda no (Tabla 5.3.29).

Tabla 5.3.28: Valores de las variables ambientales estudiadas donde se ha encontrado la especie especie *Doryphoribius flavus*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.2	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	21	0	378	0	0,35	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	22	0	38	0	0,44	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
2.1	1220	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	22	0	18	0	2,11	P	<i>Pinus sylvestris</i>
2.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	19	0	17	0	0,80	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
4.2	1500	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	20	2,1	90	0	0,44	P	<i>Pinus sylvestris</i>
6.1	940	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	21	0	50	0	0,88	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			HO	23	0	76	0	1,52	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
8.1	1480	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	13	0	5	0	0,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
8.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	13	0	9	0	1,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
11.2	960	<i>Juniperus communis</i>	HP	25	1,6	625	0	1,21	P	<i>Juniperus communis</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	22	0	8	0	0,70	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
15.1	760	<i>Juniperus communis</i>	HP	24	0	70	0	1,81	P	<i>Juniperus communis</i>
			HO	27	0	110	0	1,95	P	<i>Juniperus communis</i>
16.3	880	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	24	0	300	0	1,77	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
18.3	1120	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	20	0	88	0	0,56	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	21	0	33	0	1,04	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
19.3	1220	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	18	0	6	0	0,91	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
20.1	1420	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquafolium</i>	HP	17	0	182	0	0,75	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquafolium</i>
			HO	15	0	0,3	0	1,27	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquafolium</i>
20.3	1400	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	14	0	12	0	0,47	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
21.1	1560	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	12	1,5	2	0	1,51	P	<i>Pinus sylvestris</i>
21.3	1400	<i>Pinus sylvestris</i> + Césped + <i>Quercus pyrenaica</i>	HO	12	0	0,29	0	1,53	P	<i>Pinus sylvestris</i> + Césped + <i>Quercus pyrenaica</i>
24.3	1000	<i>Cistus ladanifer</i> + <i>Juniperus communis</i>	HO	16	0	16	0	0,68	P	<i>Cistus ladanifer</i>
25.2	760	<i>Juniperus communis</i>	HO	17	0	140	0	0,38	P	Césped

6.- Distribución

Doryphoribius flavus se ha citado en Europa (la localidad tipo está en Hungría), Asia, Sudamérica y África. Se ha encontrado en una localidad de España, en Andalucía (McInnes, 1994).

En la Figura 5.3.22 se detalla la distribución de la especie en el área de estudio. En general, está muy extendida, pero no aparece en una pequeña región en el centro-este.

Tabla 5.3.29: Diferencias y semejanzas entre *Doryphoribius flavus* y algunas especies del género *Doryphoribius* cercanas. 1 = información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983; 2 = información obtenida de Biserov, 1988; 3 = información obtenida de Binda y Pilato, 1995 b; 4 = información obtenida de Ito, 1995; 5 = información obtenida de Bertolani, 1983; 6 = información obtenida de Moon, Kim y Bertolani, 1994a; 7 = información obtenida de Binda y Pilato, 1980. D. = *Doryphoribius*. C1 = cutícula reticulada; C2 = Escultura poligonal y con estrellas; C3 = 20 ondulaciones transversales con tubérculos de varias formas; C4 = cutícula con gránulos minúsculos y 7 filas de gibbosità; C5 = 8 filas transversales de gibbosità; A = Ausente; P = Presente; R* =diploúñas reducidas en el cuarto par de patas; ** = lúnulas presentes en las diploúñas internas, ausentes en las diploúñas externas; *** = lúnulas reducidas.

	<i>D. flavus</i> ¹	<i>D. polynetae</i> ²	<i>D. marangensis</i> ³	<i>D. dupliglobulatus</i> ⁴	<i>D. zyxiglobium</i> ²	<i>D. doryphorus</i> ¹	<i>D. evelinae</i> ¹	<i>D. pilatos</i> ⁵	<i>D. koreanus</i> ⁶	<i>D. macrodon</i> ⁷
Cutícula	C1	C2	C3	C4	C5	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa
Lúnulas	P	A	A	A	A	A	A	A	P**	P***
Tamaño de las diploúñas	Grande	Grande	Medio	Medio	Medio	Grande	Pequeño	R*	Grande	Grande
Longitud tramo común	Media	Corta	Corta	Medio	Corta	Medio	Corta	Corta	Larga	Corta
Puntas accesorias	P	P	P	P	A	P	P	P	P	P
Gibbosità en las patas	A	A	A	A	A	A	P	A	A	A

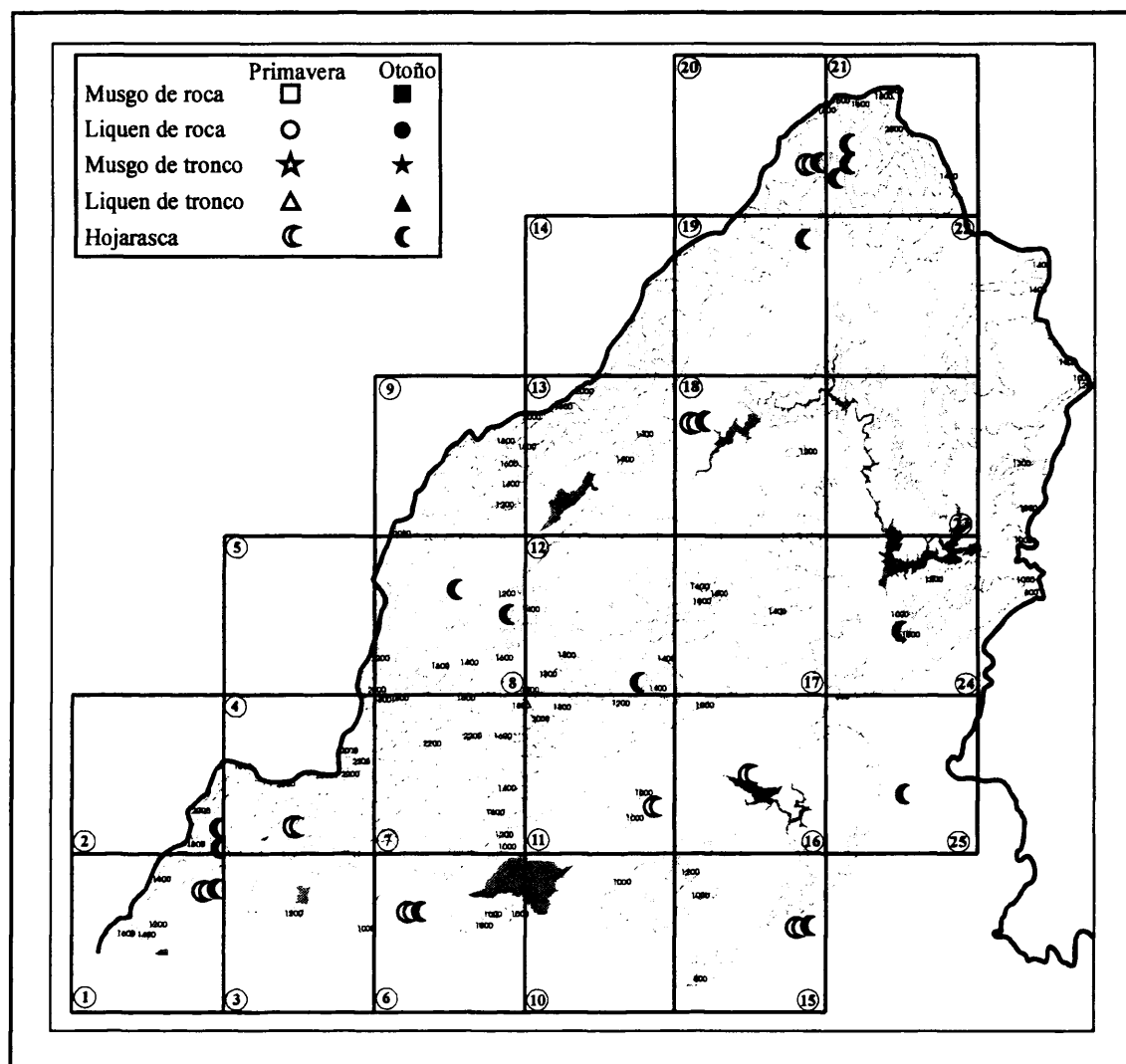


Figura 5.3.22: Distribución de *Doryphoribius flavus* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

Género *Eremobiotus* Biserov, 1992

Diagnosis del Género (en Biserov, 1992).

Tiene seis *papulae* bucales y seis lóbulos alrededor de la boca, pero no presenta lamelas.

El aparato bucofaringeo es de tipo *Isohypsibius*.

La diplouñas son de tipo *isohypsibius*, pero con un ángulo entre la rama principal y la rama secundaria de 180°. La secuencia de las ramas es 2121.

La rama principal de las diplouñas es un poco mayor que la secundaria.

Las diplouñas tienen lúnulas.

El tramo basal común, entre la rama principal y la rama secundaria de cada diplouña, es largo.

Los huevos son lisos y los ponen dentro de la exuvia.

Especie tipo: *Eremobiotus ovezovae* Biserov, 1992.

5.3.3.12.- *Eremobiotus alicatai* (Binda, 1969)

Sinonimias: *Isohypsibius alicatai* Binda, 1969

1.- Descripción morfológica

La cutícula de los individuos de esta especie es lisa. Son transparentes.

Alrededor de la boca tienen seis *papulae* bucales y seis lóbulos. No presentan manchas oculares en la región cefálica.

El tubo bucal es corto (Figura 5.3.23.A). El bulbo faríngeo es ovalado y contiene apófisis y 2 macroplacoides con forma de bastoncillos, pero no tiene microplacoides (Figura 5.3.23.A). El primero, que presenta un estrechamiento, es más largo que el segundo (Figura 5.3.23.A).



Figura 5.3.23: Imágenes de algunas estructuras de *Eremobiotus alicatai*. (A) Aparato bucofaríngeo; y (B) diplouñas del cuarto par de patas. M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; Bf = bulbo faríngeo; DI = diplouña interna; DE = diplouña externa. Barras = 0,01 mm.

Las diplouñas son de tipo *isohypsibius* (Figura 5.3.23.B). Las diplouñas de los tres primeros pares de patas presentan una ligera diferencia de tamaño entre la diplouña externa e interna de cada pata. En el cuarto par de patas las diplouñas externa e interna

son muy parecidas entre sí, tanto en forma como en tamaño, pero son distintas respecto a las de los tres primeros pares de patas. Las diplouñas del cuarto par de patas parecen estar formadas por una sola pieza triangular, ya que el tramo común entre la rama principal y la rama secundaria es muy largo y el ángulo entre las dos ramas está entorno a los 180°. Las ramas principales de las diplouñas, externa e interna y en todas las patas, tienen dos puntas accesorias que son cortas y robustas. Todas las diplouñas tienen lúnulas dentadas, que están más desarrolladas en el cuarto par de patas. Cerca de la base de la diplouña interna de los tres primeros pares de patas hay barreras cuticulares cuyos márgenes son ligeramente dentados.

No se conocen los huevos de esta especie.

2.- Material estudiado

En la Tabla 5.3.30 se detalla el número de individuos por muestra donde se ha encontrado a la especie *Eremobiotus alicatai*. La población encontrada en la Sierra, de MRO, está formada por 4 individuos que no se han podido sexar (Tabla 5.3.30). No se han encontrado ni cutículas, ni huevos de esta especie.

Tabla 5.3.30: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Eremobiotus alicatai*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
9.1	MR						4					4
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
1	1	0					4					4

3.- Variabilidad poblacional

Los ejemplares de la población encontrada de *Eremobiotus alicatai* presentaban barreras cuticulares en los tres primeros pares de patas con márgenes dentados bien visibles. Ninguno de los ejemplares estudiados tenía manchas oculares.

Los individuos de esta especie en la Sierra presentaron una longitud media de 512 µm, con una desviación estándar de 75 µm, un valor mínimo de 440 µm y un valor máximo de 616 µm. Los ejemplares encontrados por Ramazzotti y Maucci (1983) median

entre 246 y 254 μm , muy por debajo del intervalo de tamaño encontrado en la Sierra.

4.- Autoecología

En la Tabla 5.3.31 se especifican los valores que tomaron las variables ambientales estudiadas en la muestra donde ha aparecido *Eremobiotus alicatai*. En general eran valores bajos si los comparamos con los obtenidos con el conjunto de este estudio (Tabla 5.3.31). La población pertenecía a un lugar de matorrales xerófilos (Tabla 5.3.31).

Eremobiotus alicatai se ha encontrado con *Milnesium tardigradum* en la muestra. En la biocenosis ha aparecido con ácaros y nematodos.

Tabla 5.3.31: Valores de las variables ambientales estudiadas donde se ha encontrado *Eremobiotus alicatai*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
9.1	1120	Matorral xerófilo	MRO	25	0	296	37	0,94	0	<i>Grimmia pulvinata</i>

5.- Discusión

El género *Eremobiotus*, al que pertenece la especie, se diferencia de *Isohypsibius*, del que es similar, por tener seis lamelas y seis *papulae* bucales. En la Tabla 5.3.32 se detallan las diferencias y semejanzas entre las dos especies del género *Eremobiotus*. *Eremobiotus alicatai* se distingue por presentar lúnulas dentadas en todas las patas, tener las uñas del cuarto par de patas más pequeñas que *Eremobiotus ovezovae* y presentar, a veces, en la cutícula una granulación minúscula (Tabla 5.3.32).

Tabla 5.3.32: Diferencias y semejanzas entre la especies del género *Eremobiotus*. 1 = información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983; 2 = información obtenida de Biserov, 1992. E. = *Eremobiotus*. * = diplouñas con las ramas principal y secundaria, que forman un ángulo de 180°, fusionadas (Biserov, 1992). PI, PII, PIII y PIV = primer, segundo, tercer y cuarto par de patas.

	<i>E. alicatai</i> ^{1,2}	<i>E. ovezovae</i> ²
Cutícula	Lisa/granulación minúscula	Lisa
Uñas PIV típicas*	Pequeñas	Grandes
Lúnulas PI a PIII	Dentadas	Lisas

6.- Distribución

Eremobiotus alicatai se ha citado en Europa (donde está la localidad tipo, en Sicilia, Italia), Asia y África. Es la primera cita en la Península Ibérica, Islas Baleares, Islas Canarias e Islas Chafarinas.

En la Figura 5.3.24 se detalla la distribución de la especie en la zona estudiada, restringida a un punto en la zona centro-occidental de la misma.

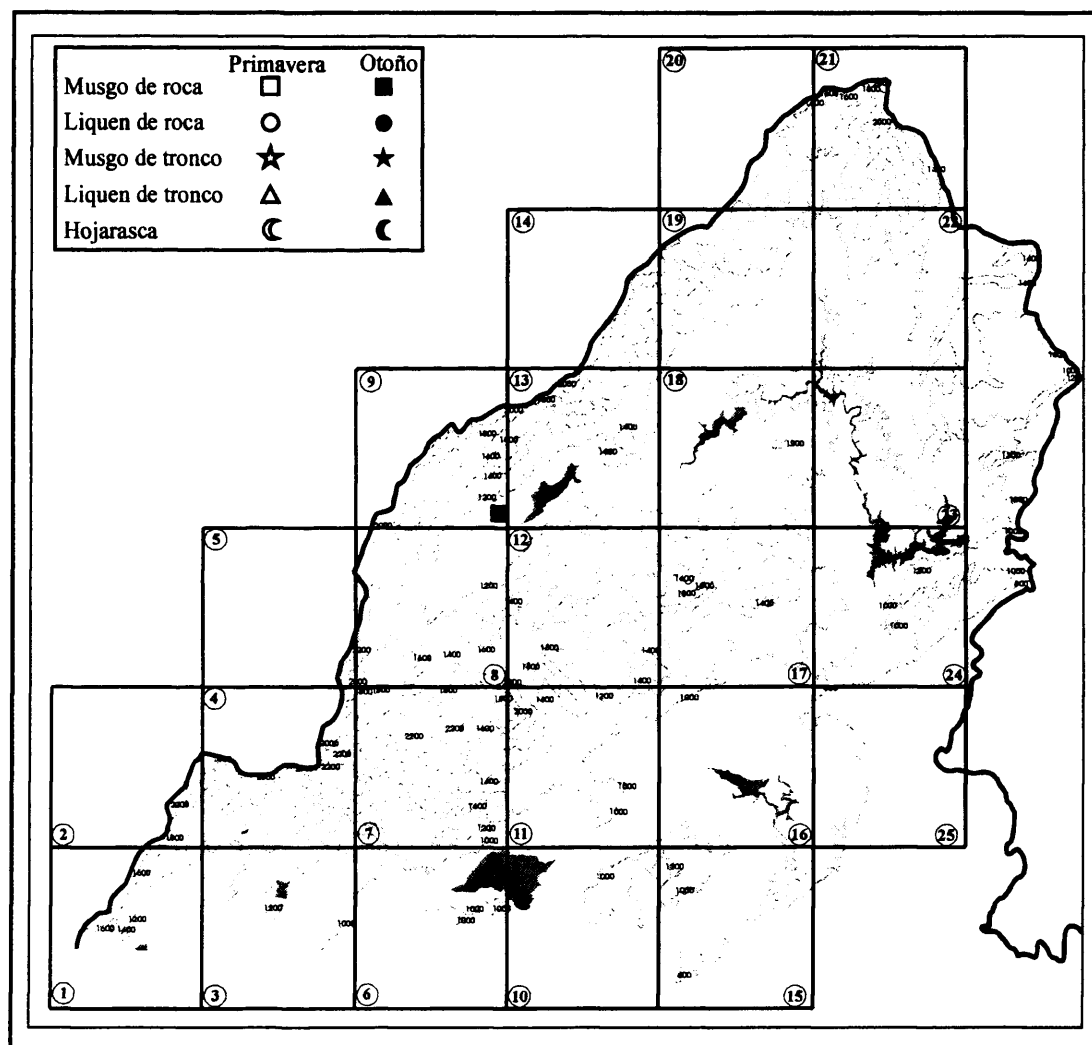


Figura 5.3.24: Distribución de *Eremobiotus alicatai* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

Diagnosis del Género (en Pilato, 1987).

El aparato bucofaríngeo es estrecho y de tipo *Diphascon*, con una porción rígida (tubo bucal) y una porción flexible (tubo faríngeo).

El punto de unión entre tubo bucal y tubo faríngeo no presenta *goccia*.

El tubo faríngeo es muy corto, mide casi la mitad del bulbo faríngeo.

Las apófisis para la inserción de los músculos de los estiletes tienen forma de gancho "desafilado", y son asimétricas respecto al plano frontal, ya que el gancho dorsal es diferente en tamaño y forma del ventral.

El soporte de los estiletes se insertan dos tercios por debajo de la boca en el tubo bucal.

La furca de los estiletes tiene los procesos posterolaterales engrosados en la punta.

El bulbo faríngeo es redondo y contiene placoides cortos.

Especie tipo: *Hebesuncus conjungens* (Thulin, 1911) [antes *Diphascon conjungens* Thulin, 1911; *Hypsibius conjungens* Thulin, 1911; *Hypsibius (Hypsibius) conjungens* Marcus, 1936].

5.3.3.13.- *Hebesuncus conjungens* (Thulin, 1911)

Sinonimias: *Diphascon conjungens* Thulin, 1911

Hypsibius conjungens Thulin, 1911

Hypsibius (Hypsibius) conjungens Marcus, 1936

1.- Descripción morfológica

El cuerpo de los ejemplares de esta especie es fino y largo, y tiene las patas pequeñas. La cutícula es lisa. Suelen ser transparentes o amarillentos; los individuos viejos pueden tener franjas transversales de color marrón.

Presentan manchas oculares en la región cefálica.

El aparato bucofaríngeo puede estar ligeramente curvado entre el soporte de los estiletes y el bulbo faríngeo (Figura 5.3.25.A). El tubo bucal es estrecho. El tubo faríngeo no es muy largo (Figura 5.3.25.A), puede llegar a medir un poco más de la mitad de la longitud del bulbo faríngeo (Ramazzotti y Maucci, 1983). La estructura con forma de espiral que recorre las paredes del tubo faríngeo es poco evidente. Los apéndices para la

inserción de los músculos de los estiletes tienen forma de gancho abrupto (Figura 5.3.25.A). El bulbo faríngeo contiene apófisis y 2 macroplacoides con forma de gránulos, pero no tiene microplacoides (Figura 5.3.25.A). El primer macroplacoide puede ser un poco más largo que el segundo.

Las diplouñas de cada pata son cortas, macizas y de tipo *hypsibius* (Figura 5.3.25.B). Las ramas principales presentan puntas accesorias (Figura 5.3.25.B).

Ponen huevos sueltos en el medio, no dentro de la exuvia. Los huevos tienen procesos con forma ovoide, presentan la base cónica y el ápice un poco plegado. Las estructuras salientes del huevo están recubiertas de aguijones finos y rígidos.

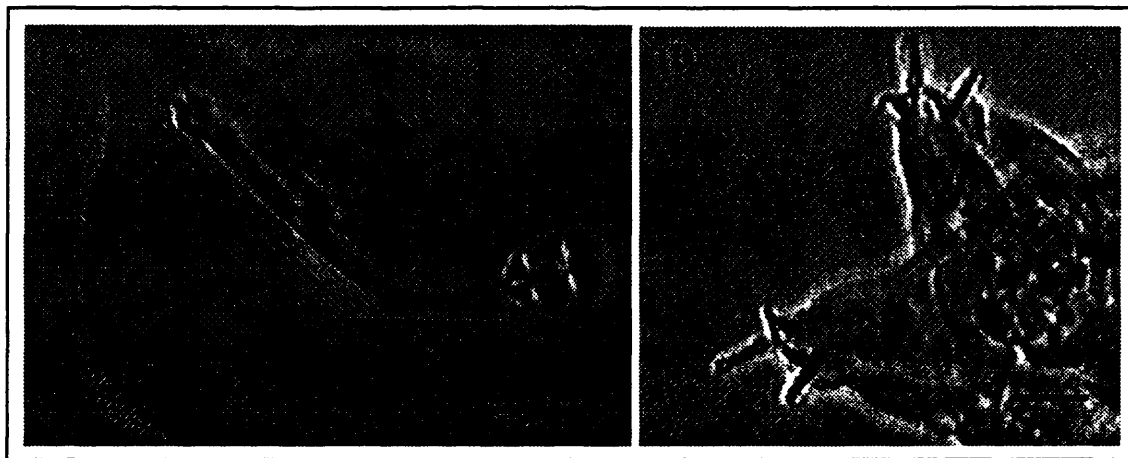


Figura 5.3.25: Imágenes de algunas estructuras de *Hebesuncus conjungens*. (A) Aparato bucofaríngeo; y (B) diplouñas del cuarto par de patas. TB = tubo bucal; TF = tubo faríngeo; A = apófisis; M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide. Barras = 0,01 mm.

2.- Material estudiado

Hebesuncus conjungens se ha encontrado en 2 puntos de muestreo y en 2 muestras (Tabla 5.3.33). Se han hallado 12 individuos pertenecientes a esas dos poblaciones, que no se han podido sexar (Tabla 5.3.33). Ambas muestras son de MRP (Tabla 5.3.33).

No se han encontrado ni huevos ni cutículas de esta especie.

3.- Variabilidad poblacional

Sólo en un individuo de los 12 encontrados se han podido observar las manchas oculares. Los ejemplares estudiados de esta especie tenían una longitud media de 400 μm , con una desviación estándar de 84 μm , un valor mínimo de 242 μm y uno máximo de 605 μm . Los ejemplares encontrados por Ramazzotti y Maucci (1983) medían cerca de 265 μm , un poco más del límite inferior encontrado en los ejemplares de la Sierra.

Tabla 5.3.33: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Hebesuncus conjungens*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
4.1	MR	11										11
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
5.1	MR	1										1
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H											0
N° Puntos Total		N° muestras estudiadas		N° ejemplares Primavera			N° ejemplares Otoño			Total		
2		2		12			0			12		

4.- Autoecología

En la Tabla 5.3.34 se presentan los valores de las variables ambientales estudiadas de las muestras donde apareció la especie *Hebesuncus conjungens*. Sólo la altitud y la temperatura presentaron valores altos dentro del intervalo encontrado en el conjunto del estudio, el resto de las variables tomaron valores intermedios o bajos (Tabla 5.3.34).

La especie sólo ha aparecido en pinares de *Pinus sylvestris* y de *Pinus nigra* (Tabla 5.3.34).

Hebesuncus conjungens siempre se localizó con *Milnesium tardigradum* en las muestras estudiadas, y en la mitad de ellas con *Milnesium eurytomum*, *Echiniscus blumi*, *Echiniscus canadensis*, *Echiniscus trisetosus*, *Hypsibius convergens* y *Ramazzottius oberhaeuseri*. En la biocenosis siempre apareció con ácaros, nematodos y rotíferos, y en la mitad de las muestras estudiadas con larvas de quironómido.

Tabla 5.3.34: Valores de las variables ambientales estudiadas donde se ha encontrado *Hebesuncus conjungens*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
4.1	1790	<i>Pinus nigra</i>	MRP	20	0	34	6	0,92	N	<i>Orthotrichum rupestre</i>
5.1	1482	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	25	2,1	852	66	0,90	NO	<i>Grimmia laevigata</i>

5.- Discusión

La especie *Hebesuncus conjungens* se distingue por ser una especie del género *Hebesuncus* que tiene las diplouñas cortas y robustas y no presenta un engrosamiento con forma de burbuja en la base de las ramas principales; diferencias y semejanzas que se detallan en la Tabla 5.3.35.

Tabla 5.3.35: Diferencias y semejanzas entre la especies del género *Hebesuncus*. 1 = información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983; 2 = información obtenida de Pilato, 1987; 3 = información obtenida de Dastych y Harris, 1994; 4 = información obtenida de Dastych, 1984. H. = *Hebesuncus*. * = Los individuos adultos de estas dos especies son muy parecidos, de hecho, son difíciles de distinguir sin los huevos (Dastych y Harris, 1994).

	<i>H. conjungens</i> ^{1,2}	<i>H. ryani</i> ^{3*}	<i>H. schusteri</i> ^{4*}
Forma de la diplouña	Corta y Robusta	Larga y Estilizada	Larga y Estilizada
Base de la rama principal de la diplouña interna con engrosamiento en forma de burbuja	A	P, a veces	P
Forma procesos de los huevos	Con espinas	Con espinas	Semiesférica

6.- Distribución

La especie *Hebesuncus conjungens* se ha citado en Europa (la localidad tipo está en Suecia), Asia, el continente americano, Oceanía y la Antártida. Se ha encontrado en Portugal, en Beira Litoral, Duero Litoral y Estremadura (Da Cunha, 1941; Fontoura, 1981). Es la primera vez que se cita en la Comunidad de Madrid.

En la Figura 5.3.26 se precisa la distribución de la especie, restringida a una pequeña región centro-occidental del área estudiada.

Género *Hypsibius* Thulin, 1928.

Diagnosis del Género (según Ramazzotti y Maucci, 1983).

No tiene órganos sensoriales elípticos en la región cefálica.

La boca no tiene lamelas.

El tubo bucal es rígido en toda su longitud y no tiene lámina ventral.

Los apéndices de inserción de los músculos de los estiletes tienen forma de "gancho semilunar" y son simétricos respecto al plano frontal.

Las diplouñas son de tipo *hypsibius*; secuencia de las ramas 2121.

El punto de unión entre la rama principal y la rama secundaria de la diplouña externa es flexible.

El perfil de la rama secundaria es curvo, desde el punto de inserción con la rama

principal hasta la parte distal de la rama secundaria.

Las diplouñas de cada pata son diferentes entre sí.

Las diplouñas no tienen lúnulas.

Especie tipo: *Hypsibius dujardini* (Doyère, 1840). [antes *Macrobiotus dujardini* Doyère, 1840; *Macrobiotus lacustris* + *palustris* Dujardin, 1851; *Macrobiotus tetradactylus* Lance, 1896; *Macrobiotus murrayi* Richters, 1907; *Macrobiotus breckneri* Richters, 1910; *Macrobiotus samoanus* Richters, 1908; *Macrobiotus ursellus* Della Valle, 1915; *Hypsibius dujardini* + *murrayi* Marcus, 1929].

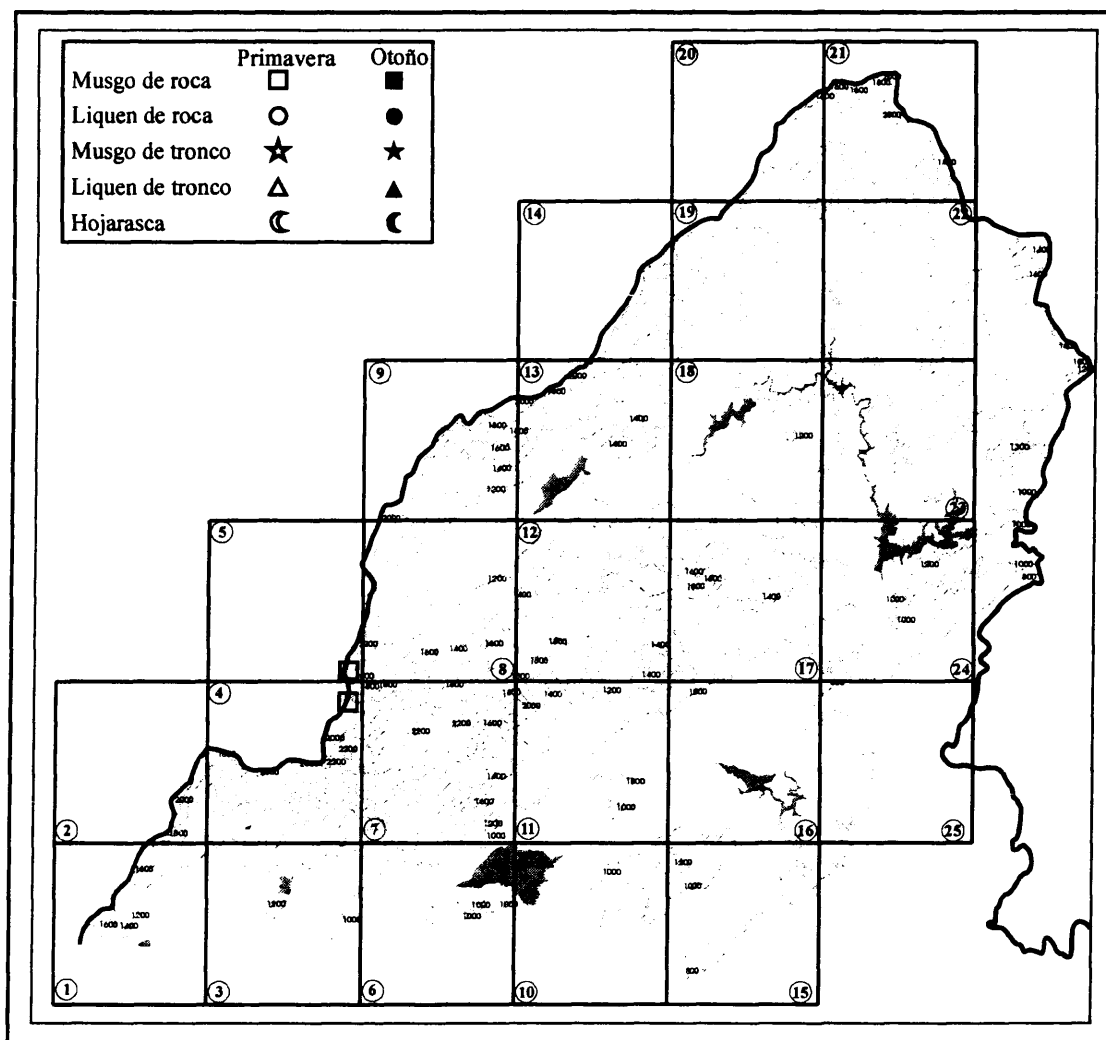


Figura 5.3.26: Distribución de *Hebesuncus conjungens* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.14.- *Hypsibius camelopardis* Ramazzotti y Maucci, 1983

1.- Descripción morfológica

La cutícula de los individuos de esta especie presenta una escultura muy marcada, constituida por placas marrones irregulares con contorno poligonal (Figura 5.3.27.A). La escultura es homogénea desde el tercer par de patas hasta la región posterior del cuerpo. Estas placas se distribuyen en 7 franjas transversales repartidas a lo largo del cuerpo, aunque no están bien delimitadas. La primera franja transversal está a la altura del bulbo faríngeo, la tercera está a la altura del primer par de patas, la quinta coincide con el segundo par de patas y la séptima con el tercer par de patas. Entre las franjas, la cutícula es lisa o está ligeramente granulada, al igual que la zona externa de las patas. El tamaño de las placas de la escultura aumenta, ligeramente, en sentido anteroposterior, siendo más grandes en la región posterior. En los especímenes montados con líquido Faure las placas de la escultura son de color marrón y la cutícula entre las placas es de color beige.

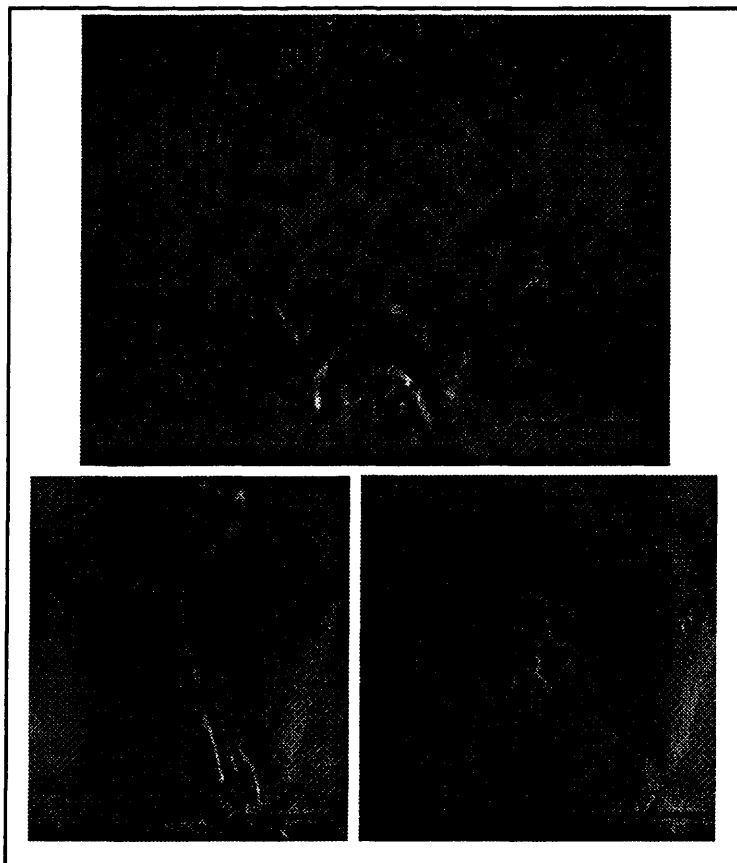


Figura 5.3.27: Imágenes de algunas estructuras de *Hypsibius camelopardis*. (A) Detalle de la escultura de la cutícula en la región posterior del cuerpo; (B) aparato bucofaríngeo; y (C) contenido del bulbo faríngeo. A = apófisis; M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide. Barras = 0,01 mm.

La zona frontal de la región cefálica está muy abombada. No hay manchas oculares en esta región.

La apertura bucal es anteroventral. El tubo bucal, que es estrecho (Ramazzotti y Maucci, 1983), presenta una curvatura característica en su recorrido desde la boca hasta su entrada en el bulbo faríngeo (Figura 5.3.27.B). Éste es redondo y contiene apófisis y dos macropilacoides con forma de gránulos, de los que el primero es un poco más largo que el segundo (Figura 5.3.27.C). No tiene micropilacoides.

Las diploúñas, externa e interna de cada pata, son de tipo *hypsibius* y muy parecidas entre sí en forma y tamaño. Son diploúñas robustas, con la rama secundaria corta y la rama principal maciza y con dos puntas accesorias.

No se conocen los huevos de esta especie.

2.- Material estudiado

En la Tabla 5.3.36 se presenta el único punto de muestreo y la única muestra donde se ha encontrado la especie *Hypsibius camelopardis*. La población encontrada está formada por un solo individuo (Tabla 5.3.36).

No se han encontrado ni huevos ni cutículas de esta especie.

Tabla 5.3.37: Valores de las variables ambientales estudiadas donde se ha encontrado *Hypsibius camelopardis*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
20.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
1	1	0					1					1

3.- Variabilidad poblacional

El único individuo que se ha encontrado no presentaba manchas oculares. El tamaño de este ejemplar era de 363 μm , algo más del tamaño máximo encontrado por Ramazzotti y Maucci (1983), 280 μm .

4.- Autoecología

Los valores de las variables ambientales que había en la muestra donde ha aparecido *Hypsibius camelopardis* se presentan en la Tabla 5.3.37.

La especie se ha encontrado en la muestra junto con *Astatumen trinacriae*, *Diphascon (Adropion) scoticum*, *Diphascon (Diphascon) nodulosum*, *Diphascon (Diphascon) pingue*, *Doryphoribius flavus*, *Hypsibius convergens*, *Hypsibius dujardini*, *Isohypsibius marcellinoi*, *Isohypsibius prosostomus*, *Macrobiotus richtersi* y *Minibiotus furcatus*. En la biocenosis apareció con ácaros, nematodos, rotíferos, oligoquetos, colémbolos y larvas de quironómido.

Tabla 5.3.37: Valores de las variables ambientales estudiadas donde se ha encontrado *Hypsibius camelopardis*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
20.1	1420	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>	HO	15	0	0,3	0	1,27	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>

5.- Discusión

La especie *Hypsibius camelopardis* pertenece al grupo de especies del género *Hypsibius* con escultura en su cutícula, por lo que se diferencia claramente del resto de las especies del género que no tienen escultura. El tipo de escultura es único en el género. En la Tabla 5.3.38 se presentan las diferencias y semejanzas de *Hypsibius camelopardis* con otras especies del género.

Tabla 5.3.38: Diferencias y semejanzas entre *Hypsibius camelopardis* y especies afines de su género. 1 = Información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983; * Tubérculos con gránulos marrón oscuro; ** Tubérculos sin gránulos marrón oscuro; ¿? = no se ve en el dibujo o no dan el dato de la descripción original.

	<i>H. camelopardis</i> ¹	<i>H. runae</i> ¹	<i>H. maculatus</i> ¹	<i>H. calcaratus</i> ¹	<i>H. biscuitiformis</i> ¹
Cutícula	Placas irregulares de contorno poligonal	Papilas	Tubérculos**	Tubérculos*	Granulación fina y regular
Diplouñas	Robustas y grandes	Robustas y grandes	Robustas y grandes	Alargadas y estilizadas	¿?

6.- Distribución

La especie *Hypsibius camelopardis*, que sólo se ha citado en Europa, ya se había encontrado en Andalucía (Santa Olalla, Huelva, la localidad tipo), España (Maucci y Durante Pasa, 1984a) y en el Alto Alentejo, Portugal (Ramazzotti y Maucci, 1983). Es la primera vez que se halla en la Comunidad de Madrid.

En la Figura 5.3.28 se detalla la distribución de la especie en la zona estudiada, que se restringió a un punto en el norte de la Sierra.

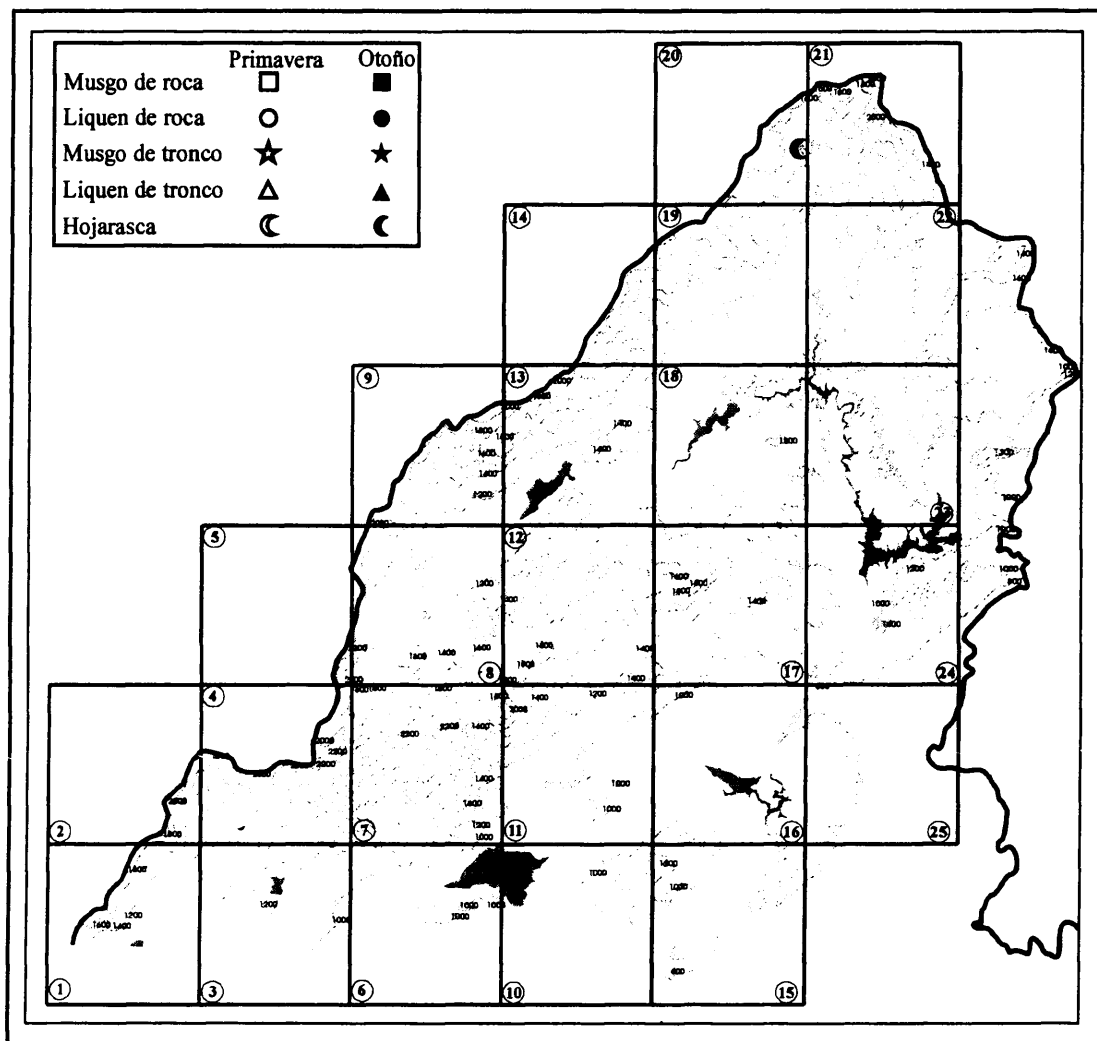


Figura 5.3.28: Distribución de *Hypsibius camelopardis* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.15.- *Hypsibius convergens* Urbanowicz, 1925

1.- Descripción morfológica

La cutícula que presentan los ejemplares de la especie *Hypsibius convergens* es lisa. Son opacos y blancos o bien son transparentes.

Presentan manchas oculares en la región cefálica (Figura 5.3.29.A), cuyo tamaño varía de unos ejemplares a otros.

El tubo bucal es estrecho, mide entre 1,5 y 1,7 μm (Ramazzotti y Maucci, 1983). El aparato bucofaríngeo tiene apéndices para la inserción de los músculos de los estiletes con forma de gancho (Figura 5.3.29.B). El bulbo faríngeo es ovalado (Figura 5.3.29.B) y contiene apófisis y 2 macroplacoides con forma de bastoncillos, de los que el primero es mayor que el segundo (Figura 5.3.29.B). A veces, el primer macroplacoi- de presenta un estrechamiento en su zona media. El segundo macroplacoide puede tener forma de gránulo ovalado en vez de forma de bastoncillo (Figuras 5.3.29.B). Normalmente, no presenta ni microplacoides ni *septula*, aunque, a veces, presenta un punto extremadamente pequeño y siempre redondo; dado su tamaño no es posible deter- minar si se trata de microplacoides o de *septula*.

Las diplouñas de cada pata son de tipo *hypsibius*, aunque de tamaños distintos entre sí (Figura 5.3.29.C). Tienen un tramo común muy pequeño, ya que la rama princi- pal se inserta muy cerca de la base de la rama secundaria (Figura 5.3.29.D). Presenta barreras cuticulares entre las diplouñas del cuarto par de patas (Bertolani, 1982a).

Ponen entre 2 y 7 huevos dentro de la exuvia. Estos huevos son lisos y ovalados o esféricos.

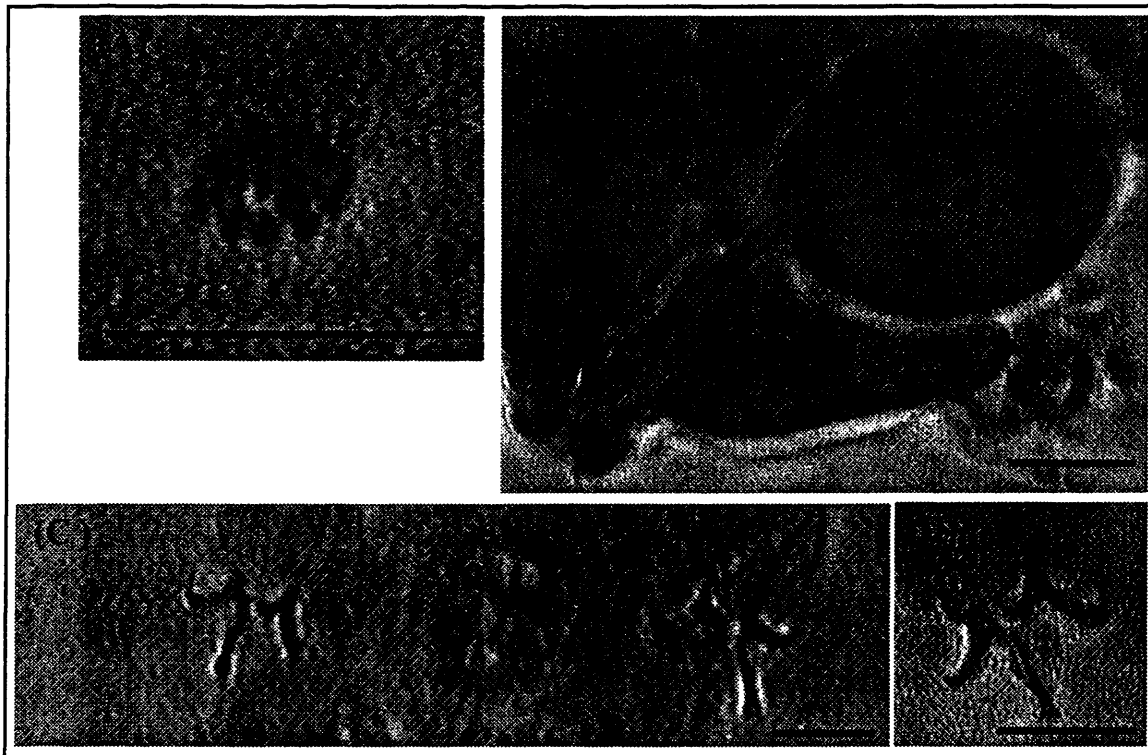


Figura 5.3.29: Imágenes de algunas estructuras de *Hypsibius convergens*. (A) Manchas oculares; (B) aparato bucofaríngeo; (C) diplouñas del primer par de patas; y (D) diplouñas del cuarto par de patas. M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; DE = diplouna externa; DI = diplouna interna. Barras = 0,01 mm.

2.- Material estudiado

Hypsibius convergens se ha encontrado en 40 puntos de muestreo y en 65 muestras, de una a cinco muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.39). En las 65 poblaciones encontradas en la Sierra se han contabilizado 253 individuos de los que se han podido sexar 2 hembras (con huevos en su interior) y 3 machos (con espermatozoides en las gónadas) (Tabla 5.3.39). La especie se ha hallado en MRP, MTP, LTP, HP, MRO, LRO y HO (Tabla 5.3.39). Las poblaciones con más número de individuos eran de musgo de roca (Tabla 5.3.39). Las hembras se han encontrado en MRP y HP, mientras que los machos aparecieron en HO (Tabla 5.3.39).

Han aparecido 5 huevos asignables a *Hypsibius convergens*, en MRP y en HP (Tabla 5.3.39). El número de huevos por exuvia fue de 2 ó 3.

3.- Variabilidad poblacional

La variabilidad poblacional de los ejemplares de la especie en la Sierra afecta a la presencia o ausencia de microplacoides/*septula* y de barreras cuticulares.

En 13 de las 65 poblaciones se han encontrado individuos en los que se ha podido distinguir microplacoides/*septula*, aunque en ningún caso se ha podido determinar si se trataba de una u otra estructura. Las poblaciones donde se han observado microplacoides/*septula* proceden de hojarasca principalmente.

En 9 poblaciones se han observado ejemplares con barreras cuticulares en el cuarto par de patas.

El 55% de los ejemplares estudiados no presentaban manchas oculares, el 21% sí y en un 24% no se ha podido determinar su existencia.

El tamaño medio de los ejemplares encontrados era de 524 μm , el mínimo era de 209 μm y el máximo 1.111 μm , siendo la desviación estándar 127 μm . Ramazzotti y Maucci (1983) encontraron un tamaño máximo de 400 μm entre los ejemplares que estudiaron, muy por debajo de la media del tamaño de los ejemplares de la Sierra. La amplitud de los intervalos y los límites de tamaño en las distintas poblaciones variaron mucho, probablemente porque se trataba de poblaciones con pocos individuos (la mayoría por debajo de 10; Tabla 5.3.39). Sólo en 2 poblaciones los ejemplares superaron los 900 μm de longitud, y sólo en una población el límite inferior estuvo por debajo de 300 μm .

Tabla 5.3.39: Número de individuos por muestra donde se ha encontrado *Hypsibius convergens*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					1						1
1.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	6				5						11
1.3	MR	1										1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
2.1	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H	1										1
2.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
2.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					1						1
3.1	MR	1				17						18
	LR											0
	MT											
	LT	2										2
	H	1										1
3.2	MR	2				5						7
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
3.3	MR	2										2
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1				1						2
4.2	MR											0
	LR					1						1
	MT											0
	LT											0
	H											0
4.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	4	1			2						4

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
10.3	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
11.1	MR											0
	LR						1					1
	MT											0
	LT	2										2
	H	2					7	3				9
11.3	MR						4					4
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
12.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H						1					1
13.1	MR											0
	LR											0
	MT	3										3
	LT	1										1
	H	2					1					3
13.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1					2					3
15.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2					1					3
16.2	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT	2										2
	H	3										3
17.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
18.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	4										4
18.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						8					8

Tabla 5.3.39 (Continuación)

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Jun	T	He	Ma	J	Jun	
5.1	MR	2										2
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H											0
5.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
5.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
6.1	MR	1										1
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2										2
6.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
7.2	MR					31						31
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
7.3	MR											0
	LR					1						1
	MT											0
	LT											0
	H											0
8.2	MR	9	1		3							9
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	13				16						29
8.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					1						1
9.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1				1						2

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Jun	T	He	Ma	J	Jun	
18.3	MR	1										1
	LR											
	MT											
	LT											
	H						6					6
20.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						2					2
20.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2					3					5
21.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						2					2
21.3	MR	4										4
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
22.1	MR	28										28
	LR											
	MT											
	LT											
	H						4					4
24.1	MR	1										1
	LR											
	MT											
	LT											
	H	9										9
25.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	5					1					6
N° Puntos		N° muestras estudiadas		N° ejemplares Primavera			N° ejemplares Otoño			Total		
40		65		126			127			253		

4.- Autoecología

La especie *Hypsibius convergens* apareció en intervalos de altitud, temperatura, velocidad media del viento, luminosidad, distancia desde el suelo hasta la muestra y peso seco del material recogido de amplitud similar a los encontrados en el conjunto del estudio (Tabla 5.3.40).

Se localizó principalmente en pinares de *Pinus sylvestris* y en robledales, y también se ha encontrado en dehesas (Tabla 5.3.40). Suele aparecer en las acículas de *Pinus sylvestris*, y en la hojarasca de robles y encinas (Tabla 5.3.40).

Hypsibius convergens se ha encontrado casi siempre con *Macrobiotus richtersi*, *Milnesium tardigradum*, *Hypsibius dujardini* y *Ramazzottius oberhaeuseri*. En dos muestras no cohabitaba con otras especies de tardígrados. En la biocenosis apareció, prácticamente en todas las muestras con ácaros, nematodos y rotíferos, y con menos frecuencia, con colémbolos.

Tabla 5.3.40: Valores de las variables ambientales estudiadas donde se ha encontrado *Hypsibius convergens*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.1	1100	<i>Pinus nigra</i>	HO	20	0	33	0	2,31	P	<i>Pinus nigra</i>
1.2	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	21	0	378	0	0,35	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
1.3	1020	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	21	1,2	85	0	0,62	P	<i>Grimmia laevigata</i>
2.1	1200	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	18	2,1	100	0	0,26	P	<i>Pinus sylvestris</i>
2.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	0	64	0	0,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
2.3	1400	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	21	0	55	0	1,00	P	<i>Pinus sylvestris</i>
3.1	1020	Froncosas	HP	20	0	19	0	0,33	P	<i>Alnus glutinosa</i>
			LTP	20	0	24	47	0,48	SO	<i>Xantoria paretina</i>
			MRP	20	0	16	30	1,04	SO	<i>Grimmia trichophylla</i>
			MRO	20	0	25	30	0,80	SO	<i>Grimmia trichophylla</i>
3.2	1180	<i>Cistus ladanifer</i>	MRO	19	0	60	27	0,68	O	<i>Grimmia trichophylla</i>
3.3	1160	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	16	3,1	494	0	0,81	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			MRP	17	2,1	580	0	1,77	P	<i>Grimmia laevigata</i> + <i>Ceratodon purpureus</i>
			HO	21	0,2	207	0	1,48	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
4.2	1500	<i>Pinus sylvestris</i>	LRO	16	0	32	45	0,26	O	<i>Lasallia hispanica</i>
4.3	1240	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	25	0	444	0	0,45	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
5.1	1920	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	25	2,1	852	66	0,90	NO	<i>Grimmia laevigata</i>
5.2	2020	Pastizal	HO	25	0	763	0	0,32	P	Césped
5.3	2240	A floramientos rocosos	HO	29	0	909	0	0,34	P	Césped
6.1	940	Pastizal + <i>Quercus rotundifolia</i>	HP	21	0	50	0	0,88	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			MRP	21	2	55	145	0,67	N	<i>Tortula ruralis</i>

Tabla 5.3.40 (Continuación)

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
6.2	920	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	26	0	234	0	0,99	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
7.2	1640	Pastizal + <i>Retama sphaerocarpa</i>	HP	27	2,8	690	0	1,63	P	<i>Retama sphaerocarpa</i> + Césped
			MRO	25	0	292	19	0,71	N	<i>Orthotricum lyelli</i>
7.3	960	<i>Pinus pinea</i>	LRO	26	0	25	20	0,16	P	<i>Pseudoevernia furfuracea</i>
8.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	1,8	87	0	0,88	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			MRP	21	2,1	72	18	0,42	P	<i>Homalothecium sericeum</i>
			HO	13	0	9	0	1,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
8.3	1440	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	13	0	12	0	0,74	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Pinus sylvestris</i>
9.1	1120	Pastizal	HP	26	0	830	0	1,01	P	<i>Grimmia laevigata</i> + Césped
			HO	25	0	172	0	1,01	P	<i>Grimmia laevigata</i> + Césped
10.3	980	Matorral xerófilo	MRO	18	0	67	35	1,22	NO	<i>Grimmia laevigata</i>
11.1	1260	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	15	1,5	95	0	2,75	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			LRO	17	0	8	26	0,32	S	<i>Parmelia tiliacea</i>
11.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRO	17	0	124	22	0,53	NO	<i>Grimmia trichophylla</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	22	0	8	0	0,70	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
13.1	1120	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	22	1,8	280	0	1,29	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			LTP	22	4,7	127	23	0,47	E	<i>Parmelia tiliacea</i>
			MTP	22	4,7	127	6	0,69	E	<i>Leucodon sciuroides</i>
			HO	21	0	103	0	0,72	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
13.2	1520	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	15	0	31	0	1,74	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			HO	21	0,7	20	0	1,34	P	<i>Pinus sylvestris</i>
15.2	840	Matorral xerófilo	HP	18	1,9	131	0	1,02	P	<i>Retama sphaerocarpa</i>
			HO	29	0	470	0	0,81	P	<i>Retama sphaerocarpa</i>
16.2	900	Matorral xerófilo	HP	25	0	62	0	2,45	P	<i>Retama sphaerocarpa</i>
			LTP	25	0,8	38	5	0,46	S	<i>Physcia tenella</i>
17.2	1180	Pastizal	HP	20	5,7	619	0	0,66	P	Césped
18.1	1040	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	19	2,2	54	0	1,46	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
18.2	1060	<i>Quercus rotundifolia</i>	HO	15	0,9	50	0	0,97	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
18.3	1120	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	21	1,5	255	35	0,59	P	<i>Antitrichia californica</i>
			HO	21	0	33	0	1,04	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
20.1	1420	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>	HO	15	0	0,3	0	1,27	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>
20.3	1400	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>	HP	20	0	49	0	0,78	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			MRO	14	0	20	6	0,48	E	<i>Orthotricum lyelli</i>
21.1	1560	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	12	1,5	2	0	1,51	P	<i>Pinus sylvestris</i>
21.3	1400	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	15	0	12	50	0,71	N	<i>Rosulabryum capillare</i>
22.1	1280	Matorral xerófilo	MRP	22	1,8	120	67	3,07	NO	<i>Polytrichum piliferum</i>
			HO	20	1,2	360	0	0,95	P	<i>Grimmia laevigata</i> + Césped
24.1	880	<i>Pinus pinea</i>	HP	25	0	128	0	1,33	P	<i>Pinus pinea</i>
			MRP	24	1,1	130	28	1,41	P	<i>Tortella tortuosa</i>
25.2	760	<i>Juniperus communis</i>	HP	20	1	96	0	1,94	P	Césped
			HO	17	0	140	0	0,38	P	Césped

5.- Discusión

La especie *Hypsibius convergens* se encuentra dentro del grupo de especies del género *Hypsibius* que tienen la cutícula lisa y dos macroplacoides, y se diferencia como especie porque los macroplacoides tienen forma de bastoncillos cortos y los microplacoides o *septula*, presentes a veces, son redondos y extremadamente pequeños. En la Tabla 5.3.41 se detallan las diferencias y semejanzas de esta especie con otras cercanas del género y con la especie *Ramazzottius oberhaeuseri* por su cercanía. Las especies del género *Hypsibius* se diferencia de *Ramazzottius*, en concreto de *Ramazzottius oberhaeuseri* cuando esta especie no presenta escultura en la cutícula, porque las especies de *Hypsibius* no tienen los órganos sensoriales elípticos en la cabeza y las uñas de *Ramazzottius oberhaeuseri* son tipo *oberhaeuseri* (Binda y Pilato, 1986). Hay especies del género *Hypsibius* que tienen los macroplacoides con forma de gránulos (*Hypsibius pallidus* e *Hypsibius microps*) y las hay que tienen forma de bastoncillos y con barrera cuticular entre las diploúñas del cuarto par de patas (*Hypsibius convergens* e *Hypsibius dujardini*). *Hypsibius convergens* se diferencia de *Hypsibius dujardini* porque esta última siempre tiene *septula*, que además es más grande que cuando se encuentran en *Hypsibius convergens*, su forma es triangular o cuadrangular y está más cerca del segundo macroplacode que en *Hypsibius convergens*.

6.- Distribución

La especie *Hypsibius convergens* es cosmopolita, se ha encontrado en todos los continentes; la localidad tipo se encuentra en Polonia. Ya había aparecido en España (en las comunidades autónomas de Andalucía, Aragón, Cataluña, Navarra, Madrid y Asturias) (Rodríguez Roda, 1952; Mihelcic, 1954; Maucci y Durante Pasa, 1984a; Maucci, 1991a) y en Portugal (en las regiones: Beira Alta, Beira Litoral y Duero Litoral) (Da Cunha, 1941; Fontoura, 1982; Maucci y Durante Pasa, 1985). En Madrid se ha encontrado en El Pardo y en el Real Jardín Botánico (Mihelcic, 1954).

En la Figura 5.3.30 se detalla la distribución de *Hypsibius convergens* en el área estudiada; dicha distribución es bastante amplia, aunque más centrada en la franja occidental que recorre esta área de norte a sur.

Tabla 5.3.41: Diferencias entre la especies próximas del género *Hypsibius* y con respecto a *Ramazottius oberhaeuseri*. Información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983. ¿? = información no disponible.

	<i>H. convergens</i>	<i>H. dujardini</i>	<i>H. pallidus</i>	<i>H. microps</i>	<i>R. oberhaeuseri</i>
Cutícula	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Escultura con tubérculos, a veces sin ella
Órganos sensoriales ovoides en la cabeza	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Presente
Forma macroplocoides	Bastoncillos cortos	Bastoncillos largos y finos	Gránulos	Gránulos	Gránulos
Microplacoides/ <i>Septula</i>	Ausente/punto redondeado	Presente (<i>septula</i>) y triangular o cuadrangular	Ausente/punto redondeado	Ausente	Ausente
Uñas (tipo <i>Hypsibius</i>)	Robustas y grandes	Robustas y grandes	Alargadas y esbeltas	Robustas y cortas	Alargadas y esbeltas (tipo <i>oberhaeuseri</i>)
Bulbo	Ovalado	Ovalado	Ovalado	Casi esférico	¿?

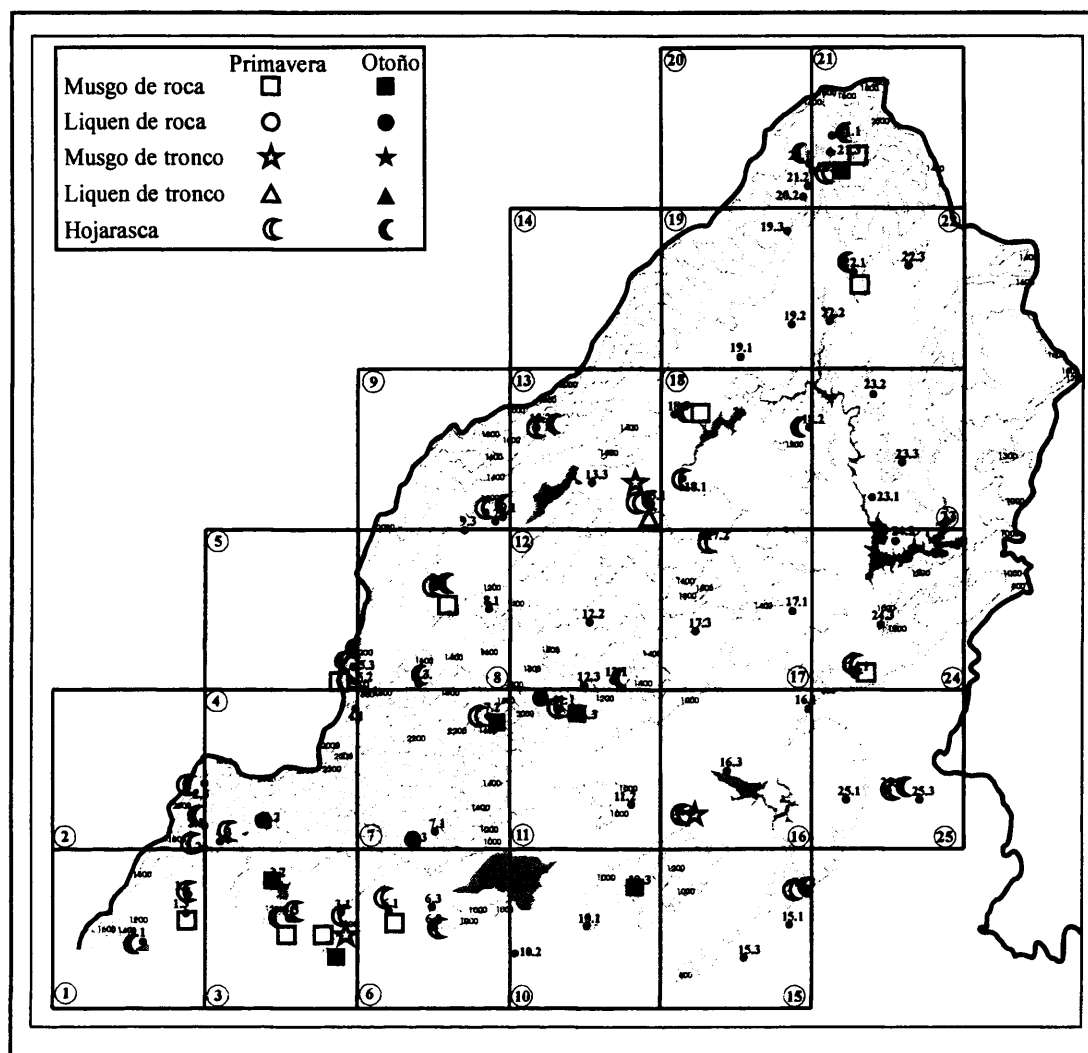


Figura 5.3.30: Distribución de *Hypsibius convergens* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.16.- *Hypsibius dujardini* (Doyère, 1840)

Sinonimias: *Macrobiotus dujardin* Doyère, 1840

Macrobiotus lacustris + *palustris* Dujardin, 1851

Macrobiotus tetradactylus Lance, 1896

Macrobiotus murrayi Richters, 1907

Macrobiotus breckneri Richters, 1910

Macrobiotus samoanus Richters, 1908

Macrobiotus ursellus Della Valle, 1915

Hypsibius dujardini + *murrayi* Marcus, 1929

1.- Descripción morfológica

Los ejemplares de la especie *Hypsibius dujardini* tienen la cutícula lisa. Son opacos y blancos o son transparentes.

En la región cefálica suelen presentar, aunque no siempre, manchas oculares.

El tubo bucal es corto, mide cerca de 2 μm (Ramazzotti y Maucci, 1983). Los apéndices para la inserción de los músculos de los estiletes tienen forma de gancho (Figura 5.3.31.A). El bulbo faríngeo es ovalado y contiene apófisis, 2 macroplacoides y *septula* (Figuras 5.3.31.A y 5.3.31.B). Los macroplacoides tienen forma de bastoncillos finos que o tienen la misma longitud, o el primero es un poco más largo que el segundo

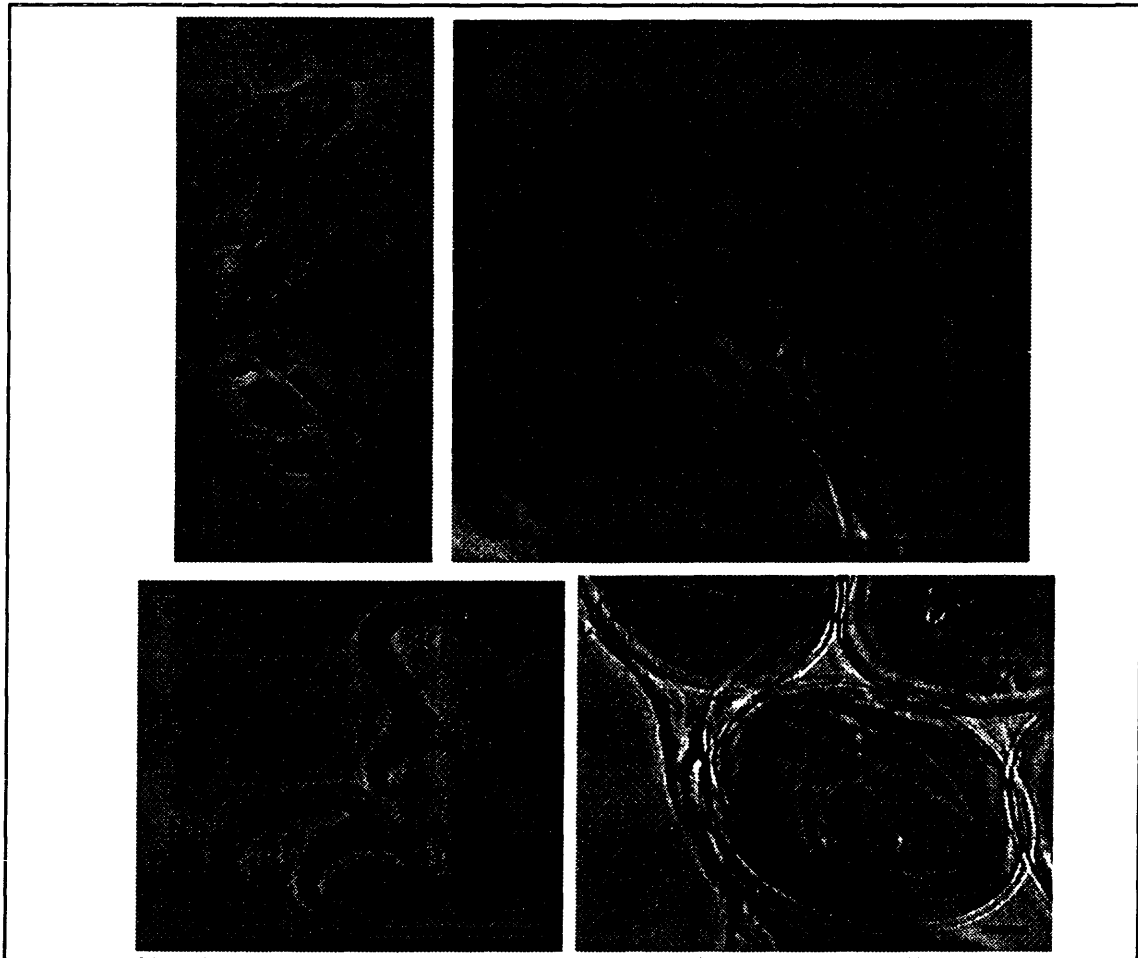


Figura 5.3.31: Imágenes de algunas estructuras de *Hypsibius dujardini*. (A) Aparato bucofaríngeo; (B) contenido del bulbo faríngeo; (C) diplouñas del segundo par de patas; y (D) huevos con embriones dentro de una cutícula. AIME = apéndices de inserción de los músculos de los estiletes; A = apófisis; M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; m = microplacoides; Bf = bulbo faríngeo; DE = diplouña externa; DI = diplouña interna; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; Pa = puntas accesorias. La flecha en (D) indica la localización del tubo bucal de un embrión dentro de un huevo. Barras = 0,01 mm.

(Figura 5.3.31.B). El primer macroplacoide puede presentar un estrechamiento en su zona media. El tamaño de la *septula* permite determinar su forma que es entre triangular y cuadrangular (Figuras 5.3.31.A y B), según la posición desde donde se observe.

Las diplouñas externa e interna de cada pata son de tipo *hypsibius* y tienen distintos tamaños entre sí (Figura 5.3.31.C). El tramo común es corto (Figura 5.3.31.C). Presenta barreras cuticulares entre las diplouñas del cuarto par de patas (Bertolani, 1982a).

Esta especie pone de 2 a 19 huevos dentro de la exuvia (Ramazzotti y Maucci, 1983). Los huevos son lisos, ovalados (Figura 5.3.31.D) y de dimensiones variables.

2.- Material estudiado

Esta especie se ha encontrado en 41 puntos de muestreo y en 67 muestras, de una a cinco muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.42). En estas 67 poblaciones se han contabilizado 524 individuos, de los que sólo se han podido sexar dos hembras (que tenían en su interior huevos) y dos individuos juveniles (Tabla 5.3.42). La especie *Hypsibius dujardini* se ha encontrado en todos los puntos de muestreo donde se ha muestreado, en todos los sustratos, y en las dos épocas del año (Tabla 5.3.42). Las hembras se han hallado en LTP y en MRO (Tabla 5.3.42). Los individuos juveniles (que se encontraban dentro de la exuvia junto con los restos de las cáscaras de los huevos que los habían protegido) se han hallado en HO (Tabla 5.3.42).

Se han detectado huevos dentro de 8 de las 12 cutículas halladas en el estudio. El número de huevos por exuvia va desde 2 hasta 12 y en algunos de ellos se han podido observar embriones (Figura 5.3.31.D). La mayoría se han encontrado en HO, aunque también han aparecido en LTP y MRO (Tabla 5.3.42).

3.- Variabilidad poblacional

La variabilidad que presentaban las poblaciones de esta especie en la Sierra estuvo relacionada con la presencia o no de barreras cuticulares en el cuarto par de patas. En 45 de las 67 poblaciones encontradas hubo individuos con barreras cuticulares en el cuarto par de patas. Muchas veces la ausencia de barreras cuticulares no parece ser tal, sino que el ejemplar que se estudia no se ha preparado en la mejor posición para poder apreciar claramente las barreras cuticulares.

Tabla 5.3.42: Número de individuos por muestra donde se ha encontrado *Hypsibius dujardini*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	3										3
1.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	7					12					19
1.3	MR	2										2
	LR											
	MT											
	LT											
	H						6					6
2.1	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H						1					1
2.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2					5					7
2.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						2					2
3.1	MR	7					4					11
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H											0
3.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	5										5
4.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
4.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	1					2					3
4.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
9.2	MR											
	LR											
	MT											
	LT											
	H	87										87
11.1	MR											
	LR											
	MT											
	LT									3		
	H	5								1		6
11.2	MR											
	LR											
	MT											
	LT											
	H	27										27
11.3	MR											
	LR											
	MT											
	LT											
	H									2		2
12.1	MR											0
	LR	1										1
	MT	2										2
	LT											0
	H									48	2	52
12.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H									2		2
13.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	8								2		10
15.1	MR											0
	LR											0
	MT									2		2
	LT											0
	H											0
16.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	33								4		37
17.1	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT	cul	1				6	3				4
	H									2		2
19.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2								2		4

Tabla 5.3.42 (Continuación)

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
5.1	MR						36				2	36
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H						1	1				1
6.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	3					9					12
6.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	17										17
7.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						4					4
7.3	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H						2					2
8.1	MR	2										2
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
8.2	MR	1										1
	LR	3					15					18
	MT											0
	LT											0
	H	54					21					75
8.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						6					6
9.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2					9					11

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
20.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1					5					6
20.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						2					2
21.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						3					3
21.3	MR											0
	LR	2										2
	MT											0
	LT											0
	H	3					1					4
22.2	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H	3					1					4
22.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
23.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	12					2					14
24.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
25.1	MR											0
	LR	3										3
	MT											0
	LT											0
	H											0
25.2	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
N° Ptos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
41	67	300					224					524

Las manchas oculares estaban presentes en un 5% de los ejemplares estudiados, mientras que en el 47% estaban ausentes y en el resto, un 48%, no ha sido posible concluir si existían o no.

El tamaño medio de los ejemplares encontrados era de 495 μm con una desviación estándar de 95 μm , el tamaño mínimo de 264 μm y el máximo de 880 μm . El tamaño de los dos individuos juveniles era de 187 y 220 μm , respectivamente. La longitud máxima de *Hypsibius dujardini* encontrada por Ramazzotti y Maucci (1983), fue de 500 μm , casi 400 μm por debajo del máximo encontrado en la población de la Sierra de Guadarrama, pero muy cercano al tamaño medio de los ejemplares de la Sierra.

4.- Autoecología

En la Tabla 5.3.43 se presentan los valores de las variables ambientales medidas donde se ha encontrado *Hypsibius dujardini*. Dichos valores se encuentran dentro de unos intervalos muy similares a los hallados en el conjunto del estudio (Tabla 25.3.43).

Principalmente se ha encontrado esta especie en pinares de *Pinus nigra* y de *Pinus sylvestris*, en robledales y en dehesas (Tabla 5.3.43). Apareció habitualmente en acículas de *Pinus sylvestris*, y en hojarasca de robles (Tabla 5.3.43).

En las muestras era frecuente encontrar a *Hypsibius dujardini* con *Macrobiotus richtersi*, *Milnesium tardigradum*, *Hypsibius convergens* y *Ramazzottius oberhaeuseri*. En una única muestra se ha hallado sola esta especie. En la biocenosis apareció, casi siempre con ácaros, nematodos y rotíferos, y algo menos frecuentemente, con colémbolos.

5.- Discusión

La especie *Hypsibius dujardini* pertenece al grupo de especies del género *Hypsibius* que tienen la cutícula lisa y 2 macroplacoides. Esta especie se distingue porque los dos macroplacoides tienen forma de bastoncillos y presentan *septula*. En la Tabla 5.3.41 se detallan las diferencias y semejanzas de *Hypsibius dujardini* con especies cercanas a ella y con respecto a *Ramazzottius oberhaeuseri*, por su ya mencionada proximidad (Binda y Pilato, 1986) (Tabla 5.3.41). Dentro de este grupo de especies del género *Hypsibius* se distinguen aquellas especies que tienen los macroplacoides con forma de gránulos (*Hypsibius pallidus* e *Hypsibius microps*) y aquellas que los tienen con forma de bastoncillos (*Hypsibius convergens* e *Hypsibius dujardini*). *Hypsibius dujardini* se

Tabla 5.3.43: Valores que toman las variables ambientales en las muestras donde ha aparecido *Hypsibius dujardini*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.1	1100	<i>Pinus nigra</i>	HP	20	3,3	126	0	3,50	P	<i>Pinus nigra</i>
1.2	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	21	0	378	0	0,35	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	22	0	38	0	0,44	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
1.3	1020	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	21	1,2	85	0	0,62	P	<i>Grimmia laevigata</i>
			HO	22	0	286	0	1,48	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
2.1	1220	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	22	0	18	0	2,11	P	<i>Pinus sylvestris</i>
2.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	0	64	0	0,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
2.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	19	0	17	0	0,80	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
2.3	1400	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	21	0	55	0	1,00	P	<i>Pinus sylvestris</i>
3.1	1020	Frondosa	MRP	20	0	16	30	1,04	SO	<i>Grimmia trichophylla</i>
			MRO	20	0	25	30	0,80	SO	<i>Grimmia trichophylla</i>
3.2	1180	<i>Cistus ladanifer</i> + <i>Pinus nigra</i>	HP	27	2,8	960	0	2,55	P	<i>Pinus nigra</i>
4.1	1720	<i>Pinus nigra</i> + Pastizal	HO	14	0,6	22	0	1,44	P	<i>Pinus nigra</i>
4.2	1500	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	20	2,1	90	0	0,44	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			HO	16	0	24	0	1,60	P	<i>Pinus sylvestris</i>
4.3	1240	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	21	0	19	0	1,70	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
5.1	1920	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	19	1,0	17	0	0,82	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			MRO	20	0	37	75	2,81	NO	<i>Grimmia laevigata</i>
6.1	940	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	21	0	50	0	0,88	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			HO	23	0	76	0	1,52	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
6.2	920	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Juniperus communis</i>	HP	26	0	234	0	0,99	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
7.1	1040	Afloramiento rocoso con <i>Cistus ladanifer</i>	HO	27	0	74	0	1,10	P	<i>Cistus ladanifer</i> + Césped
7.3	960	<i>Pinus pinea</i>	HO	26	0	390	0	1,57	P	<i>Pinus pinea</i>
8.1	1480	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	24	1,9	163	20	0,49	SO	<i>Orthotrichum rupestre</i>
8.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	1,8	87	0	0,88	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			LRP	21	2,1	75	18	0,48	P	<i>Parmelia tiliacea</i>
			MRP	21	2,1	72	18	0,42	P	<i>Homalothecium sericeum</i>
			HO	13	0	9	0	1,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			LRO	13	0	86	18	0,70	P	<i>Parmelia tiliacea</i>
8.3	1440	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Pinus sylvestris</i>	HO	13	0	12	0	0,74	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Pinus sylvestris</i>
9.1	1120	Pastizal	HP	26	0	830	0	1,01	P	Césped
			HO	25	0	172	0	1,01	P	Césped
9.2	1120	Vegetación de ribera	HP	18	0	21	0	0,95	P	<i>Fraxinus sp.</i>
11.1	1260	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	15	1,5	95	0	2,75	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			HO	16	0	16	0	2,03	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			LTO	16	0	15	12	0,47	N	<i>Pseudoevernia furfuracea</i>
11.2	960	<i>Juniperus comunis</i> + <i>Quercus rotundifolia</i>	HP	25	1,6	625	0	1,21	P	<i>Juniperus comunis</i>
11.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	18	0	200	0	0,94	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	LRP	19	0	15	62	0,28	N	<i>Parmelia surcata</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	22	0	8	0	0,70	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
12.3	1360	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	19	0	7	0	0,85	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
13.2	1520	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	HP	15	0	31	0	1,74	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			HO	21	0,7	20	0	1,34	P	<i>Pinus sylvestris</i>
15.1	760	<i>Juniperus communis</i>	MTO	27	0	23	2	0,32	NO	<i>Orthotrichum byelli</i>
16.3	880	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	24	0	300	0	1,77	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
16.3	880	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Juniperus communis</i>	HO	18	0	260	0	1,49	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
17.1	1120	Afloramiento rocoso con <i>Cistus ladanifer</i>	HO	21	0	100	0	1,37	P	<i>Cistus ladanifer</i>
			LTO	21	0	525	36	0,23	SO	<i>Evernia prunastri</i>
			LTP	20	0	81	36	0,18	SO	<i>Evernia prunastri</i>

Tabla 5.3.43 (Continuación)

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
19.3	1220	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	0	35	0	1,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	18	0	6	0	0,91	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
20.1	1420	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>	HP	17	0	182	0	0,75	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>
			HO	15	0	0,3	0	1,27	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>
20.3	1400	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>	HO	14	0	12	0	0,47	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
21.2	1280	Pastizal	HO	16	0,1	425	0	1,06	P	<i>Isoetecium myosuroides</i> + <i>Hypnum cupressiforme</i>
21.3	1400	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	15	0	7	0	0,60	P	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Césped</i>
			LRO	12	0	0,31	91	0,47	N	<i>Cladonia humilis</i>
22.2	1000	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	25	1,1	80	0	1,86	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			HO	21	0	47	0	0,89	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
22.3	1160	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	25	4,0	1050	0	0,46	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
23.3	1040	<i>Cistus ladanifer</i>	HP	18	0	65	0	0,82	P	<i>Cistus ladanifer</i>
			HO	16	0,5	260	0	1,67	P	<i>Cistus ladanifer</i>
24.1	880	<i>Pinus pinea</i>	HO	19	0	47	0	0,79	P	<i>Pinus pinea</i>
25.1	920	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRP	18	1,5	21	57	0,36	E	<i>Parmelia tiliacea</i>
25.2	760	<i>Juniperus communis</i>	MRO	18	0	161	14	0,61	N	<i>Racomitrium heterostichum</i>
			MTP	20	0	9	42	0,44	S	<i>Orithotrichum rupestre</i>
			LRP	15	0	13	91	0,73	N	<i>Parmelia surcata</i>

diferencia de *Hypsibius convergens* porque siempre su *septula* es de mayor tamaño que la de *Hypsibius convergens*, tiene una forma triangular o cuadrangular, frente a la forma redondeada de la de *Hypsibius convergens*, y está más cerca del segundo macroplacode que en *Hypsibius convergens*.

6.- Distribución

La especie *Hypsibius dujardini* es cosmopolita, ha aparecido en todos los continentes. La localidad tipo está en Francia. Ya se había encontrado en España en otras ocasiones, en Aragón, Castilla León y Madrid (Rodríguez Roda, 1949; Mihelcic, 1954; Maucchi y Durante Pasa, 1984a; McInnes, 1991); en Madrid se ha hallado en la Casa de Campo y en Peñalara (cerca de los puntos de muestreo 5.1, 5.2 y 5.3 del presente trabajo) (Mihelcic, 1954).

En la Figura 5.3.32 se detalla la distribución de *Hypsibius dujardini* en el área estudiada de la Sierra de Guadarrama. Esta especie se encuentra ampliamente distribuida en dicha zona.

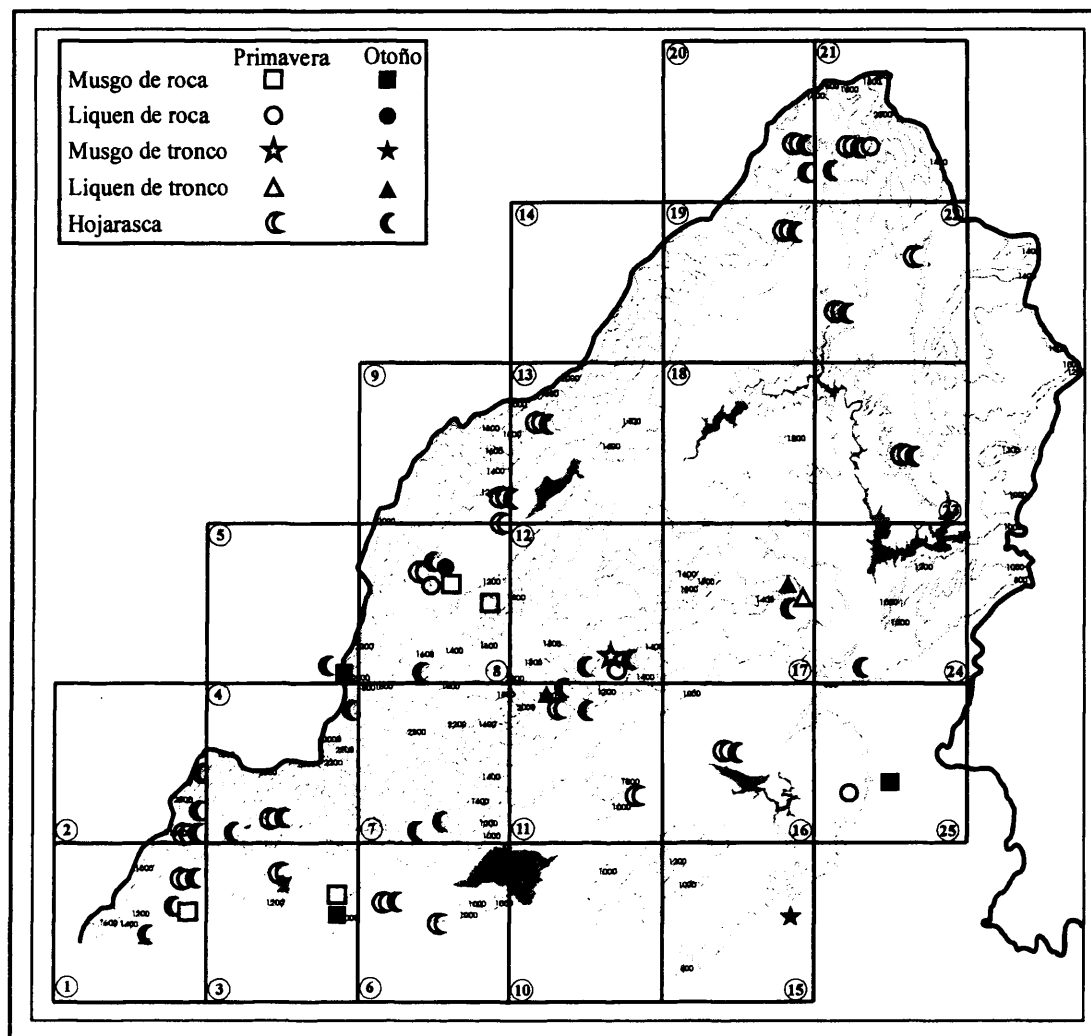


Figura 5.3.32: Distribución de *Hypsibius dujardini* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.17.- *Hypsibius pallidus* Thulin, 1911

Sinonimias: *Macrobiotus convergens* Urbanowicz, 1925

Hypsibius microps Thulin, 1928

1.- Descripción morfológica

Los ejemplares de *Hypsibius pallidus* tienen la cutícula lisa. Son incoloros o de color rosado.

Normalmente presentan manchas oculares en la región cefálica.

El tubo bucal es estrecho (Figura 5.3.33.A), mide alrededor de 1,5 μm (Ramazzotti y Maucci, 1983). Los apéndices para la inserción de los músculos de los estiletes tienen forma de gancho. El bulbo faríngeo es ovalado y contiene 2 macroplacoides con forma

de gránulos cuadrangulares, pero no contiene ni microplacoides ni *septula* (Figuras 5.3.33.A y 5.3.33.B).

Las diplouñas son de tipo *hypsibius*, pero similares a las de *Ramazzottius oberhaeuseri* (Figura 5.3.33.C). Las diplouñas externas son más largas que las internas (Figura 5.3.33.C). La rama principal de las diplouñas externas es larga, estilizada, directa y tiene dos puntas accesorias; su rama secundaria está curvada y es maciza (Figura 5.3.33.C). Las diplouñas internas son robustas y cortas; sus ramas principales también tienen dos puntas accesorias.

Ponen huevos lisos y ovalados que dejan dentro de la exuvia.

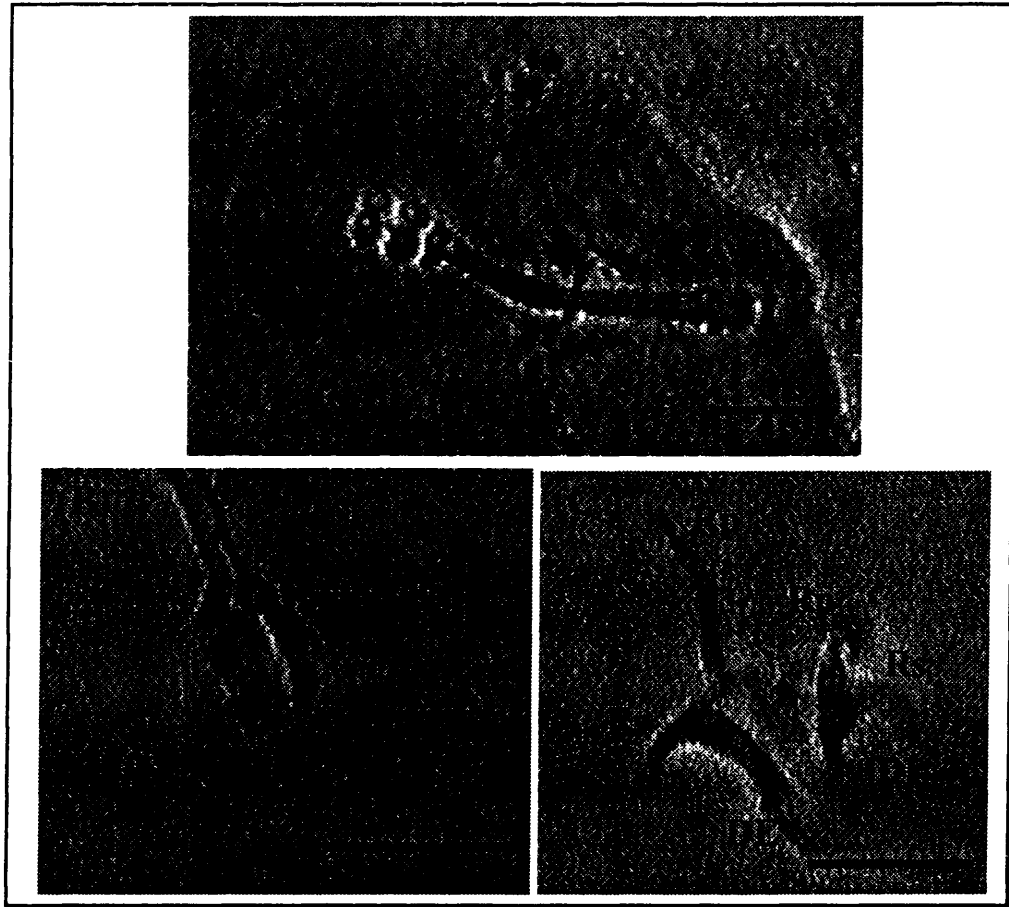


Figura 5.3.33: Imágenes de algunas estructuras de *Hypsibius pallidus*. (A) Aparato bucofaringeo; (B) contenido del bulbo faríngeo; y (C) diplouñas del tercer par de patas. M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; DE = diplouña externa; DI = diplouña interna; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria. Barras = 0,01 mm.

2.- Material estudiado

En la Tabla 5.3.44 se especifica el número de individuos en cada una de las muestras donde aparece la especie *Hypsibius pallidus*. *Hypsibius pallidus* se ha recogido en 7 puntos de muestreo y en 7 muestras (Tabla 5.3.44). En las 7 poblaciones se han encontrado 14 ejemplares que no se han podido sexar. Han aparecido en MRP, en HP y en HO (Tabla 5.3.44).

No se han localizado huevos asignables a esta especie.

Tabla 5.3.44: Número de individuos por muestra donde ha aparecido *Hypsibius pallidus*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.3	MR	1										1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
4.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H						1					1
7.2	MR	1										1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
11.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2										2
17.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2										2
18.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	3										3
21.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	4										4
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
7	7	13					1					14

3.- Variabilidad poblacional

Los ejemplares de las diferentes poblaciones difirieron por la presencia o ausencia de barreras cuticulares en el cuarto par de patas. En 2 de las 7 poblaciones hay individuos con barreras cuticulares.

Presentaban manchas oculares 4 de los 14 ejemplares estudiados, 8 no y en 2 no se ha podido determinar su presencia o su ausencia.

El tamaño medio de los ejemplares encontrados era de 534 μm con una desviación estándar de 147 μm , el tamaño mínimo era de 308 μm y el máximo de 803 μm . La longitud máxima de *Hypsibius pallidus* encontrada por Ramazzotti y Maucci (1983) fue de 318 μm , es decir, 2,5 veces menor que el máximo encontrado en los ejemplares de la Sierra de Guadarrama.

4.- Autoecología

En la Tabla 5.3.45 se presentan los valores de las variables ambientales en las muestras donde ha aparecido *Hypsibius pallidus*. Los valores de velocidad media del viento, distancia desde el suelo y peso seco del material recogido fueron bajos respecto a los datos obtenidos en el conjunto del estudio para estas variables (Tabla 5.3.45). Sin embargo, se ha encontrado en zonas altas y a temperaturas elevadas (Tabla 5.3.45).

Apareció principalmente en robledales y en la hojarasca de este tipo de árboles (Tabal 5.3.45).

La especie *Hypsibius pallidus* se encontraba habitualmente en las muestras con *Macrobotus richtersi*, *Milnesium tardigradum* y *Ramazzottius oberhaeuseri*. En la biocenosis apareció siempre con ácaros, nematodos y rotíferos; también había colémbolos en algunas muestras.

Tabla 5.3.45: Valores de las variables ambientales de las muestras donde se ha encontrado *Hypsibius pallidus*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.3	1020	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	21	1,2	85	0	0,62	P	<i>Grimmia laevigata</i>
4.2	1500	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	16	0	24	0	1,60	P	<i>Pinus sylvestris</i>
7.2	1640	Pastizal	MRP	27	0	75	19	1,29	N	<i>Ceratodon purpureus</i>
11.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	1,8	630	0	0,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
17.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	0	575	0	0,83	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
18.3	1120	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	20	0	88	0	0,56	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
21.2	1280	Pastizal	HP	18	0	103	0	0,88	P	<i>Isothecium myosuroides</i> + <i>Hypnum cupressiforme</i> + Césped

5.- Discusión

La especie *Hypsibius pallidus* pertenece al grupo de especies del género *Hypsibius* con la cutícula lisa y dos macroplacoides. Esta especie se diferencia del resto porque los macroplacoides tienen forma de gránulos y las uñas son similares a las de *Ramazzottius oberhaeuseri*. En la Tabla 5.3.41 se detallan las diferencias y semejanzas de *Hypsibius pallidus* con especies cercanas a ella y con *Ramazzottius oberhaeuseri*, ya que son especies muy parecidas. Las especies del género *Hypsibius* con la cutícula lisa y dos macroplacoides se dividen en dos subgrupos, los que tienen los macroplacoides con forma de bastoncillo (formado por *Hypsibius convergens* e *Hypsibius dujardini*) y los que los tienen con forma de gránulo (*Hypsibius pallidus* e *Hypsibius microps*). *Hypsibius pallidus* se diferencia de *Hypsibius microps* porque tiene las uñas similares a las de *Ramazzottius oberhaeuseri*, es decir, estilizadas y largas (Tabla 5.3.41), mientras que *Hypsibius microps* las tiene más robustas y cortas, y porque el tramo común de las diplouñas es mayor en *Hypsibius pallidus* respecto a *Hypsibius microps*.

6.- Distribución

La especie *Hypsibius pallidus* ha aparecido en Eurasia (la localidad tipo se encuentra en Suecia), África y el continente americano, y se considera cosmopolita (McInnes, 1994). Se ha encontrado en otras ocasiones en España (en las comunidades autónomas de Aragón, Cataluña y Navarra) (Rodríguez Roda, 1946 y 1952; Maucci y Durante Pasa, 1984a; Lewin Osorio, 1984) y en Portugal (en las regiones Beira Alta, Beira Baja, Beira Litoral y Duero Litoral) (Da Cunha, 1941, 1944a y 1947b; Fontoura, 1981). Es la primera vez que se cita en la Comunidad de Madrid.

En la Figura 5.3.34 se detalla la distribución de *Hypsibius pallidus* en la Sierra, que se restringe a la mitad occidental de la zona estudiada.

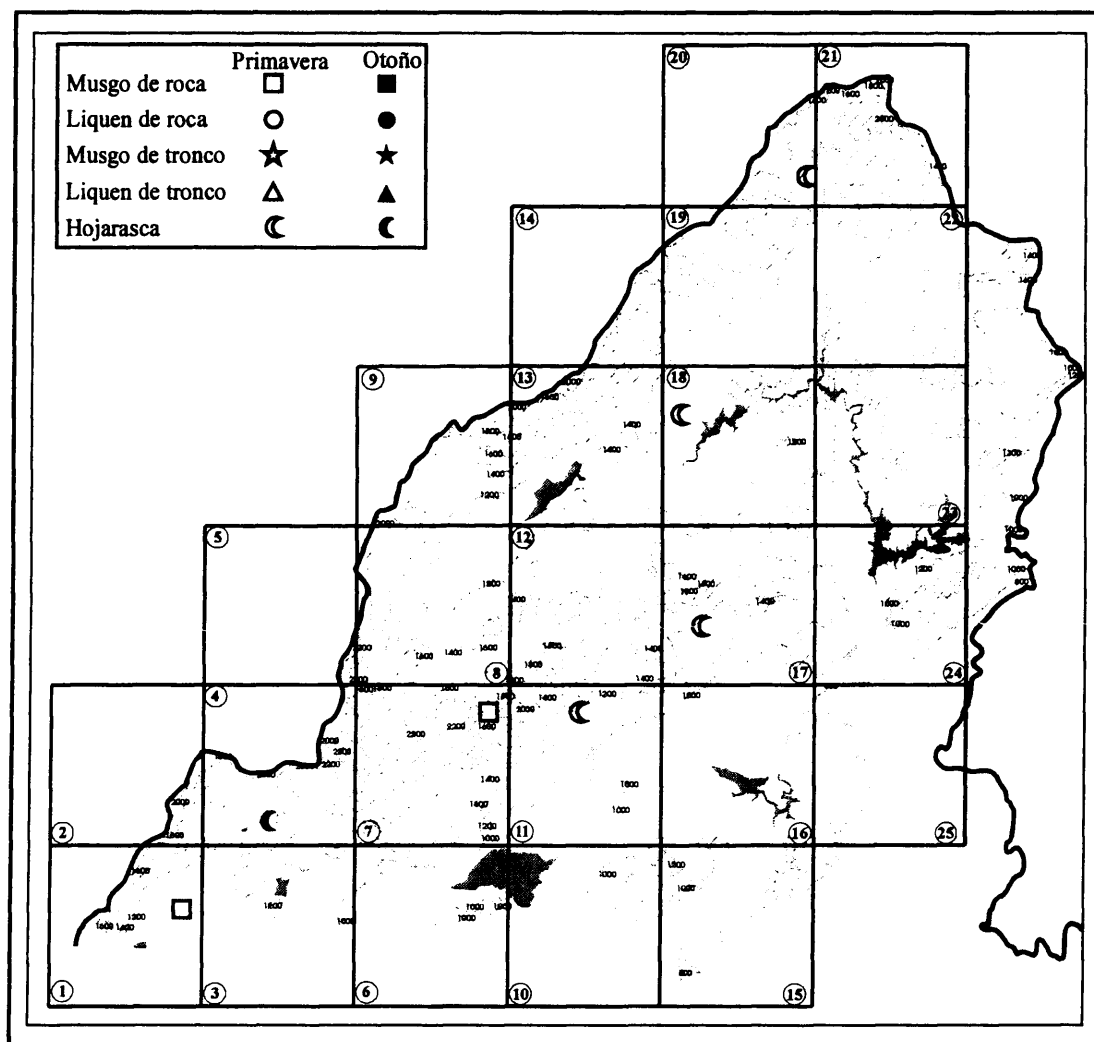


Figura 5.3.34: Distribución de *Hypsibius pallidus* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

Género *Isohypsibius* Thulin, 1928

Diagnosis del Género (Ramazzotti y Maucci, 1983).

El tubo bucal es rígido en toda su longitud y no tiene lámina ventral.

Los apéndices para la inserción de los músculos de los estiletes tienen forma de cresta.

Las diplouñas son de tipo *isohypsibius*; secuencia de las uñas 2121.

El perfil de la rama secundaria es recto, desde el punto de inserción con la rama principal hasta la parte distal de la rama secundaria.

Especie tipo: *Isohypsibius prosostomus* Thulin, 1911 [antes *Hypsibius (Isohypsibius) prosostomus* Thulin, 1928].

5.3.3.18.- *Isohypsibius marcellinoi* (Binda y Pilato, 1971)

Sinonimias: *Hypsibius (Isohypsibius) marcellinoi* Binda y Pilato, 1971

1.- Descripción morfológica

Los ejemplares de esta especie tienen la cutícula lisa y son transparentes.

No tienen lamelas alrededor de la boca. Presentan manchas oculares en la región cefálica.

El tubo bucal tiene una longitud intermedia; según Ramazzotti y Maucci (1983) es el 7,7% de la longitud total del cuerpo. Presentan apéndices para la inserción de los músculos de los estiletes con forma de cresta. El bulbo faríngeo es ovalado, y contiene apófisis y dos macroplacoides con forma de bastoncillos cortos (Figura 5.3.35.A). El primer macroplacoide es más largo que el segundo (Figura 5.3.35.A). No tienen microplacoides (Figura 5.3.35.A).

Las diplouñas son de tipo *isohypsibius*, aunque la diplouña externa es mayor que la interna (Figura 5.3.35.B). Todas las diplouñas tienen lúnulas con bordes lisos (Figura 5.3.35.B). Las lúnulas están más desarrolladas en las diplouñas del cuarto par de patas. Los tres primeros pares de patas tienen barreras cuticulares en la base de las diplouñas (Figura 5.3.35.B). Estas barreras cuticulares tienen un borde liso y el otro irregular.

No se han encontrado huevos asignables a esta especie.

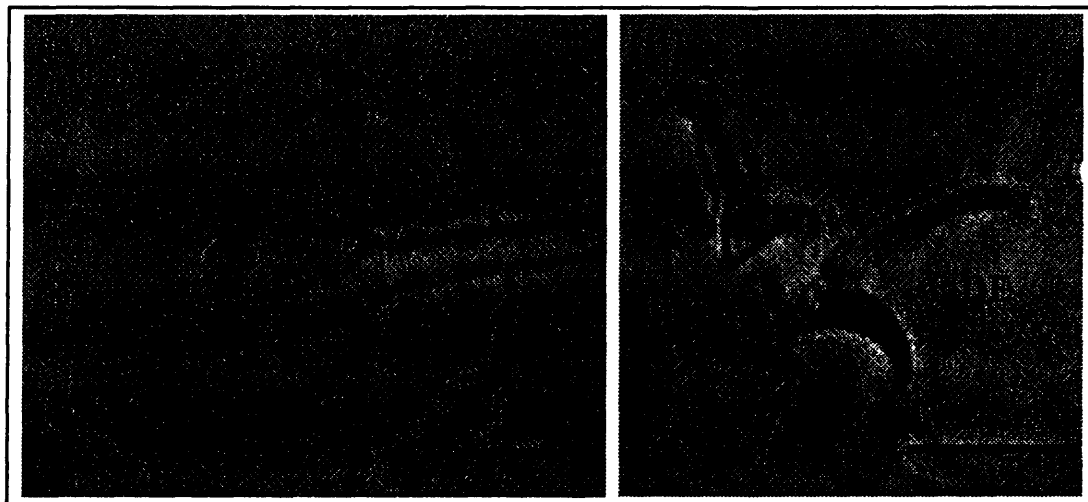


Figura 5.3.35: Imágenes de algunas estructuras de *Isohypsibius marcellinoi*. (A) Contenido del bulbo faríngeo; y (B) diplouñas del tercer par de patas. M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; A = apófisis; Bf = bulbo faríngeo; DI = diplouña interna; DE = diplouña externa; Bc = barreras cuticulares; Lu = lúnulas. Barras = 0,01 mm.

2.- Material estudiado

La especie *Isohypsibius marcellinoi* apareció en 3 puntos de muestreo y en 3 muestras (Tabla 5.3.46). En las 3 poblaciones encontradas se han contabilizado 6 individuos (Tabla 5.3.46). Todas las muestras pertenecen a HO (Tabla 5.3.46).

No se han encontrado huevos asignables a esta especie.

Tabla 5.3.46: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Isohypsibius marcellinoi*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Punto	Muestra	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
18.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						2					2
19.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
20.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						3					3
Nº Puntos Total	Nº muestras estudiadas	Nº ejemplares Primavera					Nº ejemplares Otoño					Total
3	3	0					6					6

3.- Variabilidad poblacional

La variabilidad morfológica de los ejemplares encontrados en las poblaciones de la Sierra se centró en la presencia o ausencia de barreras cuticulares en los tres primeros pares de patas. En dos de las tres poblaciones se han observado individuos con barreras cuticulares.

Los 6 ejemplares de la Sierra de Guadarrama presentaban manchas oculares.

El tamaño medio de los individuos de las poblaciones encontradas era de 512 μm con una desviación estándar de 83 μm , un tamaño mínimo de 374 μm y uno máximo de 627 μm . La longitud máxima encontrada por Ramazzotti y Maucci (1983) para *Isohypsibius marcellinoi*, fue de 380 μm , más de 1,5 veces menor que el máximo encontrado en la población de la Sierra de Guadarrama.

4.- Autoecología

En la Tabla 5.3.47 se especifican los valores de las variables abióticas estudiadas en cada muestra en la que apareció *Isohypsibius marcellinoi*. Excepto la altitud, que presenta valores medios, si los comparamos con los totales obtenidos en el estudio, el resto de las variables tienen valores bajos (Tabla 5.3.47).

Esta especie sólo se ha localizado en robledales y dehesas (Tabla 5.3.47).

Isohypsibius marcellinoi se ha encontrado siempre con *Macrobiotus richtersi* y, casi siempre, con *Hypsibius convergens*, *Macrobiotus pallarii*, *Milnesium tardigradum*, *Astatumen trinacriae*, *Doryphoribius flavus*, *Isohypsibius prosostomus* y *Minibiotus furcatus*. Han compartido siempre la biocenosis con ácaros, nematodos y rotíferos y, casi siempre, con oligoquetos y larvas de quironómido.

Tabla 5.3.47: Valores de las variables ambientales de las muestras donde ha aparecido *Isohypsibius marcellinoi*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
18.2	1060	<i>Quercus rotundifolia</i>	HO	15	0,9	50	0	0,97	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
19.3	1220	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	18	0	6	0	0,91	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
20.1	1420	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>	HO	15	0	0,3	0	1,27	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>

5.- Discusión

La especie *Isohypsibius marcellinoi* se distingue del resto de las especies del género *Isohypsibius*, por tener la cutícula lisa y por la presencia de dos macroplacoides con forma de bastoncillos cortos. En la Tabla 5.3.48 se detallan las diferencias y semejanzas de esta especie con otras cercanas del género y con *Eremobiotus alicatai*, a la que se parece y que fue transferida al género *Eremobiotus* desde el género *Isohypsibius* en 1992 (Biserov, 1992). La presencia de *papulae* y lóbulos bucales diferencia el género *Eremobiotus* de *Isohypsibius* (Tabla 5.3.48). El grupo de especies de *Isohypsibius* se puede dividir en aquéllas con dos macroplacoides, *Isohypsibius marcellinoi*, y aquéllas con tres macroplacoides, *Isohypsibius saltursus*, *Isohypsibius macrodactylus* y *Isohypsibius deconincki* (Tabla 5.3.48).

Tabla 5.3.48: Diferencias y semejanzas entre *Isohypsibius marcellinoi*, *Eremobiotus alicatai* y otras especies del género *Isohypsibius*. 1 = Información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983. A = Ausente; P= Presente; PI = primer par de patas; PIII = tercer par de patas; PIV = cuarto par de patas.

	<i>I. marcellinoi</i> ¹	<i>I. saltursus</i> ¹	<i>I. deconincki</i> ¹	<i>I. macrodactylus</i> ¹	<i>E. alicatai</i> ¹
<i>Papulae</i> y lóbulos bucales	A	A	A	A	P
Número macroplacoides	2	3	3	3	2
Bordes de las lúnulas	Liso	Liso	Liso	PI a PIII liso, PIV dentado	Dentado
Uñas de PIV algo más grandes que PI a PIII	NO	NO	NO	SÍ	NO
<i>Gibbosità</i> dorsal sobre PIV	A	A	A	P	A
Microplacoide	A	A	A	P	A
Forma macroplacoide	Bastoncillo corto	Bastoncillo largo	Gránulos	Bastoncillo corto	Bastoncillo corto
Puntas accesorias rama principal	P	P	A	P	P

6.- Distribución

La especie *Isohypsibius marcellinoi* está citada en Europa (la localidad tipo está en Sicilia, Italia), Asia y Norteamérica. Existe una cita previa en la Península Ibérica en la Comunidad de Madrid, en un pozo con agua dulce entre Quijorna y Navalagamella (Guil, 2002).

En la Figura 5.3.36 se detalla la distribución de *Isohypsibius marcellinoi* en la Sierra de Guadarrama, y puede verse cómo se concentran sus poblaciones en el Norte de la zona de estudio.

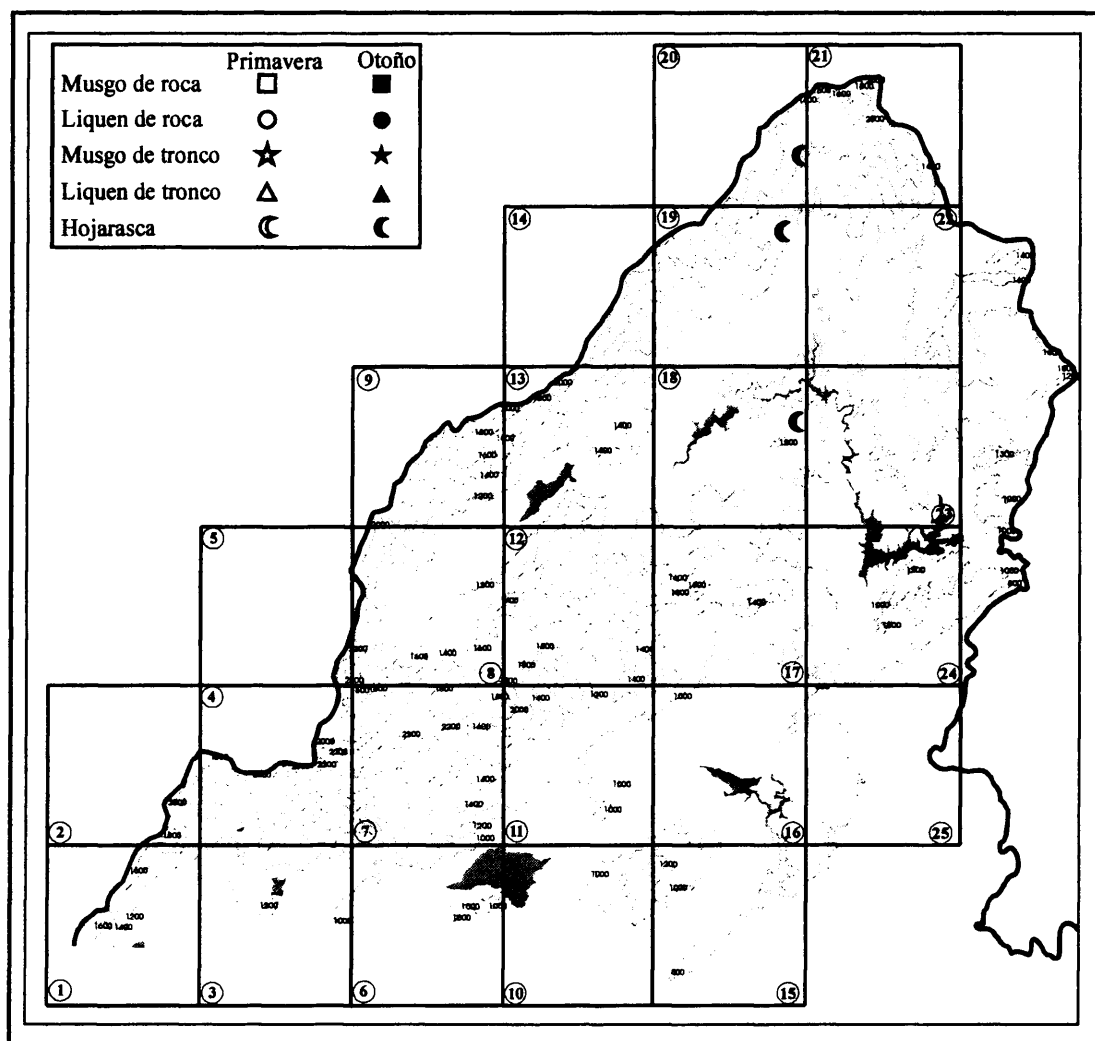


Figura 5.3.36: Distribución de *Isohypsibius marcellinoi* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.10.- *Isohypsibius prosostomus* (Thulin, 1928)

Sinonimias: *Hypsibius (Isohypsibius) prosostomus* Thulin, 1928

1.- Descripción morfológica

Los ejemplares de *Isohypsibius prosostomus* suelen ser transparentes. Normalmente presentan la cutícula lisa, aunque algún ejemplar puede tenerla débilmente granulada.

Tienen manchas oculares en la región cefálica.

El diámetro del tubo bucal, según Ramazzotti y Maucci (1983), está entre 3 y 5 μm . Éste no tiene curvaturas en su recorrido, sino que es recto (Figura 5.3.37.A), como en el género *Macrobiotus*. El bulbo faríngeo es ovalado y contiene apófisis, tres macroplacoides y microplacoides (Figura 5.3.37.B). El primer macroplacoide está muy cerca de la apófisis, casi en contacto con ella (Figura 5.3.37.B). El segundo macroplacoide tiene una longitud similar a la del primero, con el que está en contacto (Figura 5.3.37.B). El tercer macroplacoide es un poco más corto que la suma de las longitudes del primer y segundo macroplacoide (Figura 5.3.37.B).

Las diplouñas, externa e interna, ambas de tipo *isohypsibius*, tienen tamaños distintos entre sí (Figura 5.3.37.C). La rama principal de la diplouña externa es larga, esti-

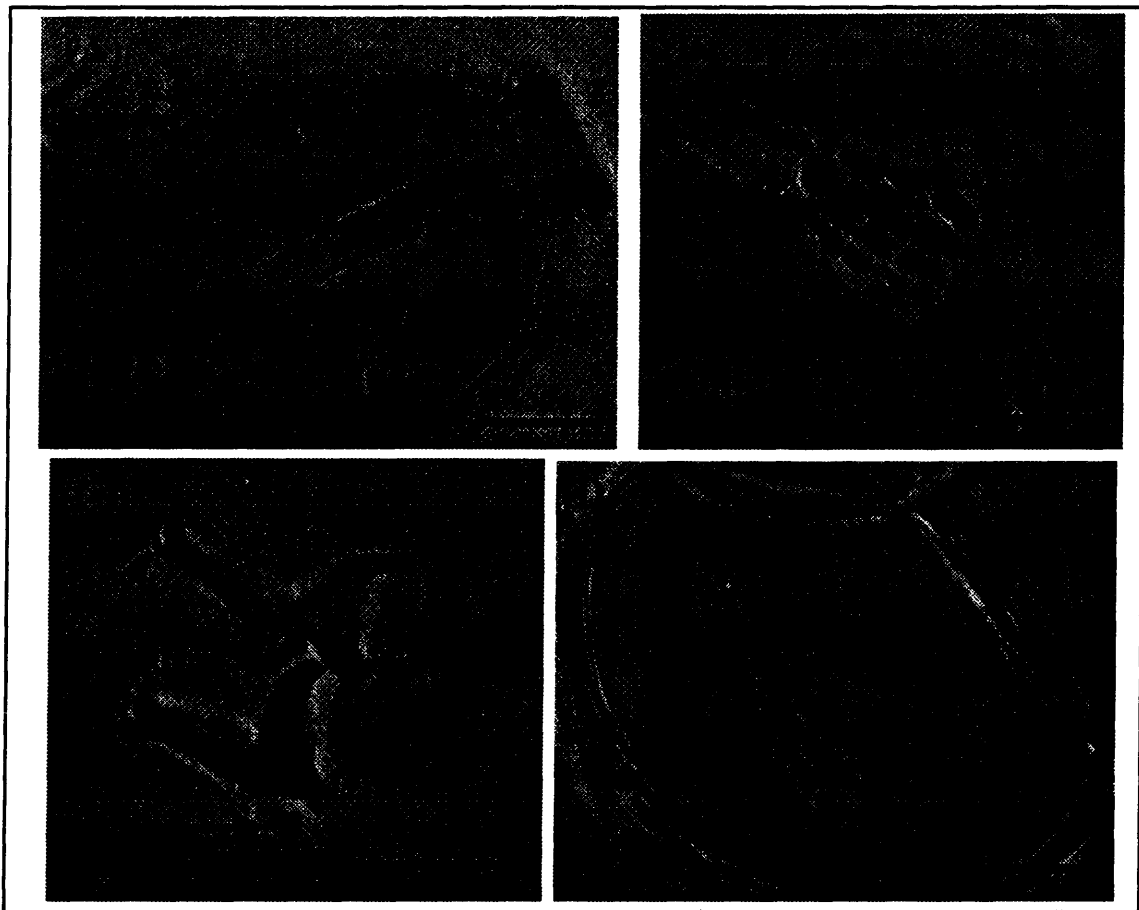


Figura 5.3.37: Imágenes de algunas estructuras de *Isohypsibius prosostomus*. (A) Tubo bucal; (B) contenido del bulbo faríngeo; (C) diplouñas del segundo par de patas; y (D) huevo con un embrión en su interior, la flecha indica la posición del tubo bucal del embrión. M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; M3 = tercer macroplacoide; m = microplacoides; A = apófisis; Bf = bulbo faríngeo; DI = diplouña interna; DE = diplouña externa; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; Bc = barreras cuticulares; Pa = puntas accesorias. Barras = 0,01 mm.

lizada y tiene dos puntas accesorias (Figura 5.3.37.C), mientras que la rama secundaria es maciza (Figura 5.3.37.C). En los tres primeros pares de patas hay barreras cuticulares en la base de las diploúñas internas (Figura 5.3.37.C).

Esta especie pone hasta 13 huevos dentro de la exuvia. Los huevos son lisos y ovalados o esféricos (Figura 5.3.37.D).

2.- *Material estudiado*

Esta especie se ha encontrado en 18 puntos de muestreo y 24 muestras, con una hasta tres muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.49). En las 24 poblaciones han aparecido 92 individuos de los que se han podido sexar un macho (con espermatozoides en las gónadas) y tres hembras (con huevos en el interior de las gónadas) (Tabla 5.3.49). Se han encontrado en muestras de MRP, HP, MRO, LRO y HO (Tabla 5.3.49). El macho se ha encontrado en HP y las hembras en HO (Tabla 5.3.49). Además, se han encontrado 6 cutículas asignables a esta especie.

Hay 25 huevos pertenecientes a *Isohypsibius prosostomus* que se han encontrado en número de 8 ó 9 por exuvia (Figura 5.3.37.D). Todos ellos se han encontrado en HO (Tabla 5.3.49).

3.- *Variabilidad poblacional*

La variabilidad entre los individuos de las distintas poblaciones se ha encontrado en la presencia o ausencia de barreras cuticulares y/o de granulación en la cutícula. Cuatro poblaciones de las 24 halladas tienen ejemplares con barreras cuticulares, pero su posición varió de unos ejemplares a otros. Unas veces apareció en los tres primeros pares de patas, otros veces estaban además en el cuarto par de patas y en otras ocasiones sólo se observaron en los dos primeros pares de patas. La ausencia de estas estructuras a veces no está clara, y puede que no se hayan visto por problemas en la posición de los ejemplares.

Sólo en una población, de HP, había ejemplares con granulación en la cutícula.

El 40% de los individuos estudiados presentaban manchas oculares, el 32% no y en el 28% no se ha podido determinar su ausencia o presencia.

El tamaño medio de los ejemplares encontrados era de 510 μm con una desviación estándar de 88 μm , tamaño mínimo de 330 μm y máximo de 704 μm . El intervalo de tamaño de los ejemplares de *Isohypsibius prosostomus* encontrados por Ramazzotti y Maucci (1983) estaba entre 270 y 470 μm . La amplitud del intervalo en la Sierra ha sido, por tanto, mayor que el encontrado por Ramazzotti y Maucci.

Tabla 5.3.49: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Isohypsibius prosostomus*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	4					6					10
2.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
4.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H						1					1
4.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	4										4
5.3	MR	1					1					2
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
6.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
8.2	MR											0
	LR						1					1
	MT											0
	LT											0
	H	17					6	1			8	23
8.3	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
9.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2										2

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
9.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	12		1								12
11.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						7	2			17	7
12.1	MR						3					3
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
12.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
13.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						2					2
18.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	12					2					4
19.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
20.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						3					3
20.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H											
N° Puntos Total		N° muestras estudiadas		N° ejemplares Primavera			N° ejemplares Otoño			Total		
18		24		56			36			92		

4.- Autoecología

La altitud, la temperatura y la distancia desde el suelo de las muestras donde apareció esta especie presentaron valores tan amplios como los del conjunto del estudio, mientras que la velocidad media del viento y el peso seco del material recogido fueron bajos (Tabla 5.3.50).

La especie ha aparecido principalmente en robledales (Tabla 5.3.50).

Isohypsibius prosostomus se encontró habitualmente con *Hypsibius dujardini*, *Macrobiotus richtersi*, *Hypsibius convergens* y *Diphascon* (*Diphascon*) *pingue*. Convivía con ácaros, nematodos y rotíferos principalmente, y también aparecieron con frecuencia colémbolos y larvas de quironómido.

Tabla 5.3.50: Valores de las variables ambientales en las muestras donde ha aparecido *Isohypsibius prosostomus*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.2	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	21	0	378	0	0,35	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	22	0	38	0	0,44	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
2.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	19	0	17	0	0,80	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
4.2	1500	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	16	0	24	0	1,60	P	<i>Pinus sylvestris</i>
4.3	1240	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	25	0	444	0	0,45	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
5.3	2240	Afloramientos rocosos	MRP	21	0	15	93	0,76	S	<i>Bryum pseudotricherum</i>
			MRO	25	1,5	12	93	0,76	S	<i>Ceratodon purpureus</i>
6.2	920	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	26	0	234	0	0,99	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
8.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	1,8	87	0	0,88	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	13	0	9	0	1,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			LRO	13	0	86	18	0,70	P	<i>Parmelia tiliacea</i>
			MRO	14	0	17	24	0,46	NE	<i>Racomitrium heterostichum</i>
9.1	1120	Pastizal	HP	26	0	830	0	1,01	P	Césped
9.2	1120	Frondosas	HP	18	0	21	0	0,95	P	<i>Fraxinus angustifolia</i>
11.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	18	0	200	0	0,94	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRO	24	1,3	18	51	0,93	P	<i>Hedwigia stellata</i>
12.3	1360	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	12	1,6	79	0	0,94	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
13.2	1520	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	21	0,7	20	0	1,34	P	<i>Pinus sylvestris</i>
18.3	1120	Grupos de robles y lavándula al lado de dehesa con encina	HP	20	0	88	0	0,56	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	21	0	33	0	1,04	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
19.3	1220	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	18	0	6	0	0,91	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
20.1	1420	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolia</i>	HO	15	0	0,3	0	1,27	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolia</i>
20.3	1400	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolia</i>	HP	20	0	49	0	0,78	P	<i>Quercus pyrenaica</i>

5.- Discusión

La especie *Isohypsibius prosostomus* se distingue de las otras especies del género *Isohypsibius*, por tener la cutícula lisa, tres macroplacoides con forma de gránulos y barreras cuticulares en los tres primeros pares de patas. En la Tabla 5.3.51 se presentan las diferencias y semejanzas de esta especie con otras cercanas del género, que también tienen la cutícula lisa, tres macroplacoides y carecen de lúnula en las diplouñas. Un primer grupo de especies presenta macroplacoides con forma de bastoncillo (*Isohypsibius deflexus*, *Isohypsibius stenostomus*, *Isohypsibius appelloefi* e *Isohypsibius geddesi*) mientras que *Isohypsibius prosostomus* los tiene con forma de gránulo (Tabla 5.3.51).

Tabla 5.3.51: Diferencias y semejanzas de *Isohypsibius prosostomus* y otras especies del género *Isohypsibius*. 1 = Información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983. A = Ausente; P = Presente; PI = primer par de patas; PIII = tercer par de patas; M1 = primer macroplacode; M2 = segundo macroplacode; M3 = tercer macroplacode.

	<i>I. prosostomus</i> ¹	<i>I. deflexus</i> ¹	<i>I. stenostomus</i> ¹	<i>I. appeloefi</i> ¹	<i>I. geddesi</i> ¹
Forma macroplacode	Gránulo	Bastoncillo	Bastoncillo	Bastoncillo	Bastoncillo
Barreras cuticulares en PI a PIII	P	A	A	A	A
Microplacode	P	A	P	P	P
Tamaño M1 respecto a M2	M1 ? M2	M1 > M2	M1 < M2	M1 > M2	M1 > M2
Tamaño M2 respecto a M3	M1+M2 > M3	M2 < M3	M2 > M3	M2 < M3	M2 ? M3

6.- Distribución

Isohypsibius prosostomus se ha citado en Eurasia; en Laponia se encuentra la localidad tipo, y en el continente americano. También hay citas en España, en las comunidades autónomas de Aragón, Cantabria, Cataluña y Asturias (Maucci y Durante Pasa, 1984a; Maucci, 1991a) y en Portugal, en las regiones de Beira Alta, Beira Baja, Beira Litoral y Tras os Montes e Alto Duero (Da Cunha, 1948; Fontoura, 1982; Maucci y Durante Pasa, 1984a; Maucci y Durante Pasa, 1985). Es la primera vez que se cita esta especie en la Comunidad de Madrid.

En la Figura 5.3.38 se detalla la distribución de esta especie en la Sierra de Guadarrama, y puede verse como sus poblaciones se concentran en la mitad occidental de la zona.

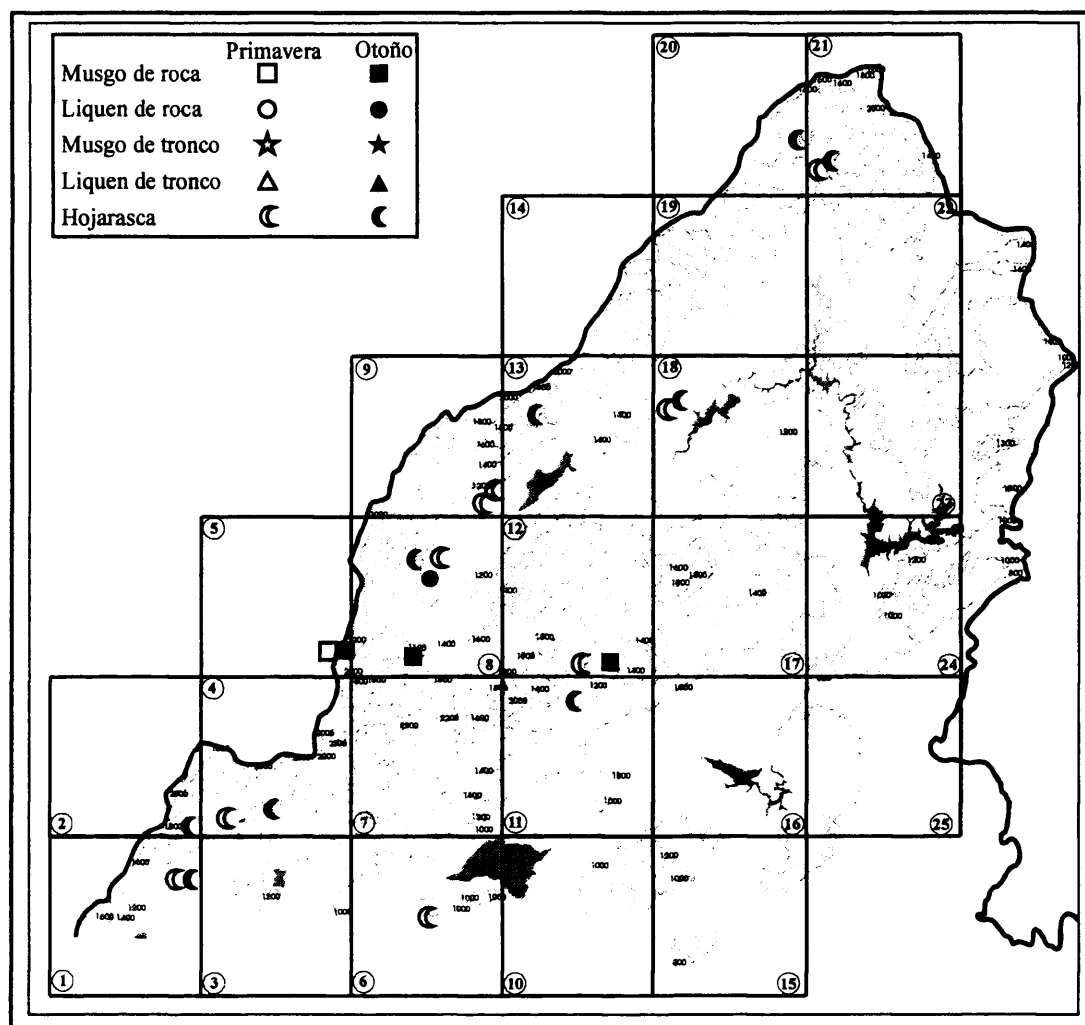


Figura 5.3.38: Distribución de *Isohypsibius prosostomus* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.20.- *Isohypsibius tetradactyloides* (Richters, 1907)

Sinonimias: *Hypsibius (Isohypsibius) tetradactyloides* Richters, 1907

1.- Descripción morfológica

Los ejemplares de la especie *Isohypsibius tetradactyloides* tienen las patas cortas y el aspecto del cuerpo es macizo. Presentan la cutícula lisa.

Tienen manchas oculares en la región cefálica.

El tubo bucal es muy estrecho, en ejemplares que miden 400 μm , el diámetro es de 10 μm (Ramazzotti y Maucci, 1983). Los apéndices para la inserción de los músculos de los estiletes tienen forma de cresta (Figura 5.3.39.A). El bulbo faríngeo es ovalado y contiene apófisis y 3 macroplacoides con forma de gránulos, pero no tiene microplacoides

(Figura 5.3.39.A). La longitud de los macroplacoides es creciente del primero al tercero, o el tercero es el más largo, y los dos primeros macroplacoides tienen longitudes similares (Figura 5.3.39.A). En los individuos juveniles los tres macroplacoides tienen igual longitud.

Las diplouñas son de tipo *isohypsibius*. Su longitud es la misma en todas las patas.

Los individuos de esta especie ponen los huevos dentro de la exuvia, en número de 2 a 8. Los huevos son lisos y ovalados.

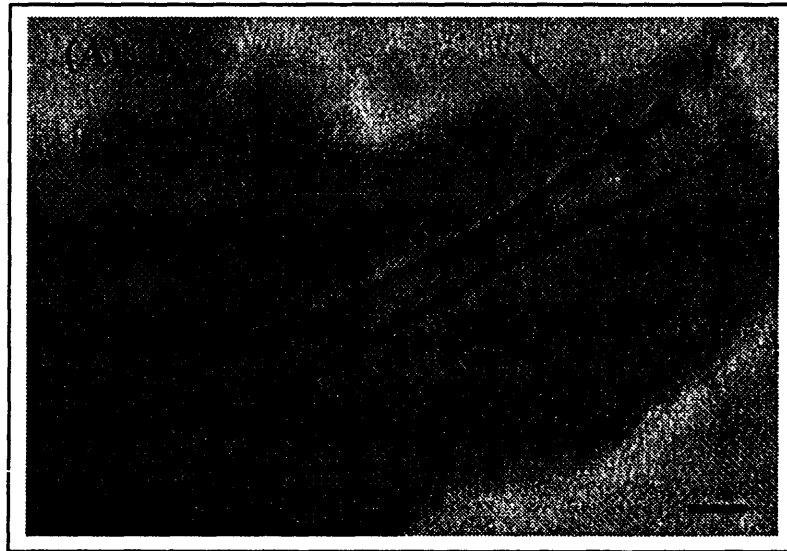


Figura 5.3.39: Aparato bucofaríngeo de *Isohypsibius tetradactyloides*. M1 = primer macroplacoi-
de; M2 = segundo macroplacoi-
de; M3 = tercer macroplacoi-
de; AIME = apéndices de
inserción de los músculos de los estiletes. Barras = 0,01 mm.

2.- Material estudiado

La única población de *Isohypsibius tetradactyloides*, encontrada en HO, contaba con un sólo individuo (Tabla 5.3.52). No se han encontrado huevos asignables a esta especie.

3.- Variabilidad poblacional

El individuo hallado en la Sierra no presentaba manchas oculares. Este único ejemplar encontrado medía 352 μm , lo que está por debajo del límite inferior del intervalo hallado por Ramazzotti y Maucci (1983) para la especie, que es de 400 a 500 μm .

Tabla 5.3.52: Número de individuos por muestra donde se ha encontrado *Isohypsibius tetradactyloides*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

		Primavera					Otoño					
Pto	Mstr	T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	Total
12.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H						1					1
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
1	1	0					1					1

4.- Autoecología

En la Tabla 5.3.53 se detallan los valores de las variables ambientales de la muestra donde se ha encontrado la especie. Los valores de estas variables, comparados con los valores totales hallados en el estudio, fueron bajos excepto para la temperatura (Tabla 5.3.53).

La especie ha aparecido en un robledal (Tabla 5.3.53).

La especie *Isohypsibius tetradactyloides* se ha encontrado con *Diphascon* (*Diphascon*) *nodulosum*, *Diphascon* (*Adropion*) *scoticum*, *Doryphoribius flavus*, *Hypsibius convergens*, *Hypsibius dujardini*, *Macrobiotus richtersi*, *Minibiotus furcatus* y *Ramazzottius oberhaeuseri*. En la biocenosis aparecieron ácaros, nematodos, rotíferos y larvas de quironómido.

Tabla 5.3.53: Valores de las variables ambientales en las muestras donde ha aparecido *Isohypsibius tetradactyloides*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	22	0	8	0	0,7	P	<i>Quercus pyrenaica</i>

5.- Discusión

La especie *Isohypsibius tetradactyloides* se diferencia del resto de las especies del género *Isohypsibius*, por tener la cutícula lisa, tres macroplacoides con forma de gránulo, un tamaño similar entre las diplouñas de las distintas patas, y no tener ni microplacoides, ni lúnulas. En la Tabla 5.3.54 se presentan las diferencias y semejanzas de un grupo de especies del género *Isohypsibius*, cercanas a *Isohypsibius tetradactyloides*, que

tienen la cutícula lisa, tres macroplacoides, y no tienen microplacoides, ni lúnulas. Un primer grupo de especies se distingue por la forma de los macroplacoides, de bastoncillo (formado por *Isohypsibius deflexus* e *Isohypsibius myrops*) o de gránulo (formado por *Isohypsibius tetradactyloides*, *Isohypsibius canadensis* e *Isohypsibius schaudinni*) (Tabla 5.3.54). De entre las especies con los macroplacoides con forma de gránulo, *Isohypsibius tetradactyloides* se distingue de las otras dos especies por tener todas las diplouñas de todas las patas de igual longitud (Tabla 5.3.54).

Tabla 5.3.54: Diferencias y semejanzas de *Isohypsibius tetradactyloides* y otras especies cercanas del género *Isohypsibius*. 1 = Información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983.

	<i>I. tetradactyloides</i> ¹	<i>I. schaudinni</i> ¹	<i>I. canadensis</i> ¹	<i>I. myrops</i> ¹	<i>I. deflexus</i> ¹
Forma macroplacoides	Gránulo	Gránulo	Gránulo	Bastoncillo	Bastoncillo
Tamaño diplouñas entre patas	Igual	Distinta	Distinta	Distinta	Distinta
Rama principal diplouña externa	Robusta	Robusta	Estilizada	Robusta	Estilizada
Rama principal diplouña externa conecta con la rama secundaria	SÍ	SÍ	SÍ	SÍ	NO
Apófisis	Evidente	Evidente	Evidente	Ausente	Poco desarrollada

6.- Distribución

La especie *Isohypsibius tetradactyloides* se ha citado en Asia (la localidad tipo está en Proccession Island, La India), Europa, el continente americano y África. Es la primera vez que se encuentra en la Península Ibérica.

En la Figura 5.3.40 se detalla la distribución de la especie en la Sierra de Guadarrama, que se reduce a un punto en la zona central del área de estudio.

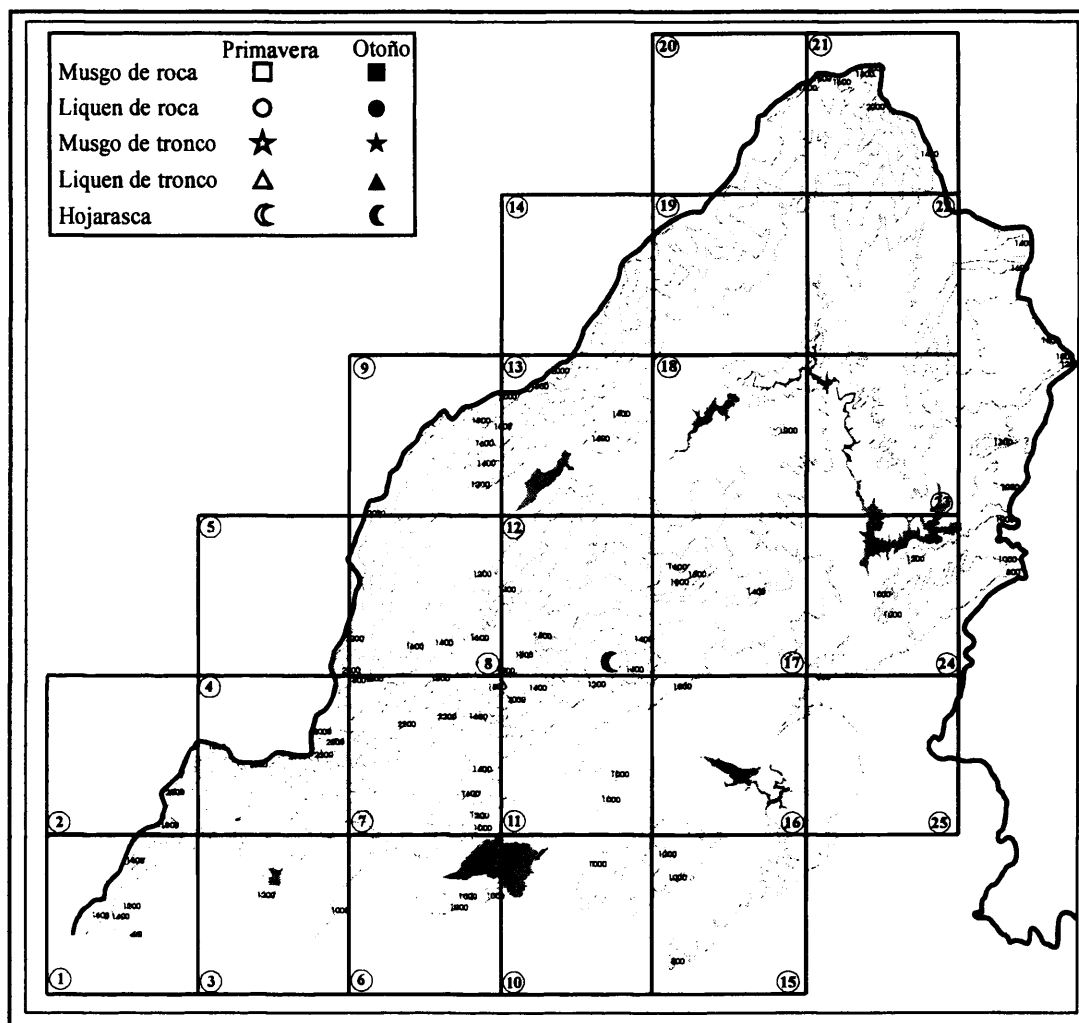


Figura 5.3.40: Distribución de *Isohypsibius tetradactyloides* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

Género *Itaquascon* de Barros, 1939

Diagnosis del Género (redescrición Pilato, 1997).

No tiene ni lamelas ni *papulae* alrededor de la boca.

El aparato bucofaríngeo está dividido en una región anterior rígida (tubo bucal) y una porción posterior flexible (tubo faríngeo), que está provista de un engrosamiento con forma de espiral.

El aparato bucofaríngeo tiene soporte de los estiletes.

El tubo bucal no tiene lámina ventral.

Los apéndices de inserción de los músculos de los estiletes tienen forma de "cresta ancha y plana" y son simétricos respecto al plano frontal.

Los procesos caudales de las apófisis apenas son visibles y se dirigen hacia los laterales.

La furca de los estiletes es pequeña y tiene ramas cortas que se estrechan en el extremo posterior.

El bulbo faríngeo no tiene apófisis y contiene un solo placoide largo que no está dividido, denominado *listerelle*.

Las diplouñas son de tipo *hypsibius* y no tienen lúnulas.

No se conocen los huevos.

Especie tipo: *Itaquascon umbellinae* de Barros, 1939.

5.3.3.21.- *Itaquascon placophorum* Maucci, 1972

1.- Descripción morfológica

El cuerpo de los ejemplares de esta especie es largo aunque rostralmente se ensancha un poco, lo que le da un aspecto ahusado. La cutícula es lisa, pero presenta un pliegue transversal, más marcado entre el tercer y cuarto par de patas. En la región dorsal y posterior hay una papila triangular, plana y con la base alargada. Los individuos de esta especie son incoloros y translúcidos.

No presentan manchas oculares en la región cefálica.

La apertura bucal es grande y está rodeada de un borde cutáneo, recortado y lobulado. El aparato bucofaríngeo es largo y estrecho (Figura 5.3.41.A). En el holotipo, de 330 μm de longitud total, el aparato bucofaríngeo mide 48 μm de largo y 3 μm de ancho (Ramazzotti y Maucci, 1983). El tubo bucal, rígido, termina en un refuerzo anular. El tubo faríngeo, flexible, tiene una estructura con forma de espiral que es visible en toda su longitud. Los estiletes son finos, ligeramente cóncavos en la zona media y están muy cerca del tubo bucal. La furca es muy pequeña y fina (Figura 5.3.41.A y 5.3.41.B). El bulbo faríngeo es pequeño, ovalado -su longitud es el doble de su anchura- y contiene *listerelle* (Figura 5.3.41.C).

Las diplouñas externa e interna de cada pata son de tamaños diferentes entre sí, pero las dos de tipo *hypsibius* (Figura 5.3.41.D). La rama principal de la diplouña externa es larga, fina y recta hasta el final, donde se curva bruscamente, y tiene dos puntas accesorias (Figura 5.3.41.D). El tramo basal común y las ramas secundarias de las diplouñas externas son robustas y falciformes (Figura 5.3.41.D). La rama secundaria alcanza su máximo espesor en el punto de conexión con la rama principal (Figura

5.3.41.D). La diplouña interna es más pequeña y tanto la rama principal como la secundaria son robustas y poco curvadas (Figura 5.3.41.D). La rama principal tiene dos puntas accesorias también en la diplouña interna (Figura 5.3.41.D). En la base de las diplouñas de cada pata hay unas expansiones con forma de espina, aunque éstas son más grandes en la diplouña externa. Las diplouñas internas del segundo y tercer par de patas presentan barreras cuticulares en sus bases, aunque a veces no se ven bien.

No se han encontrado huevos de esta especie.

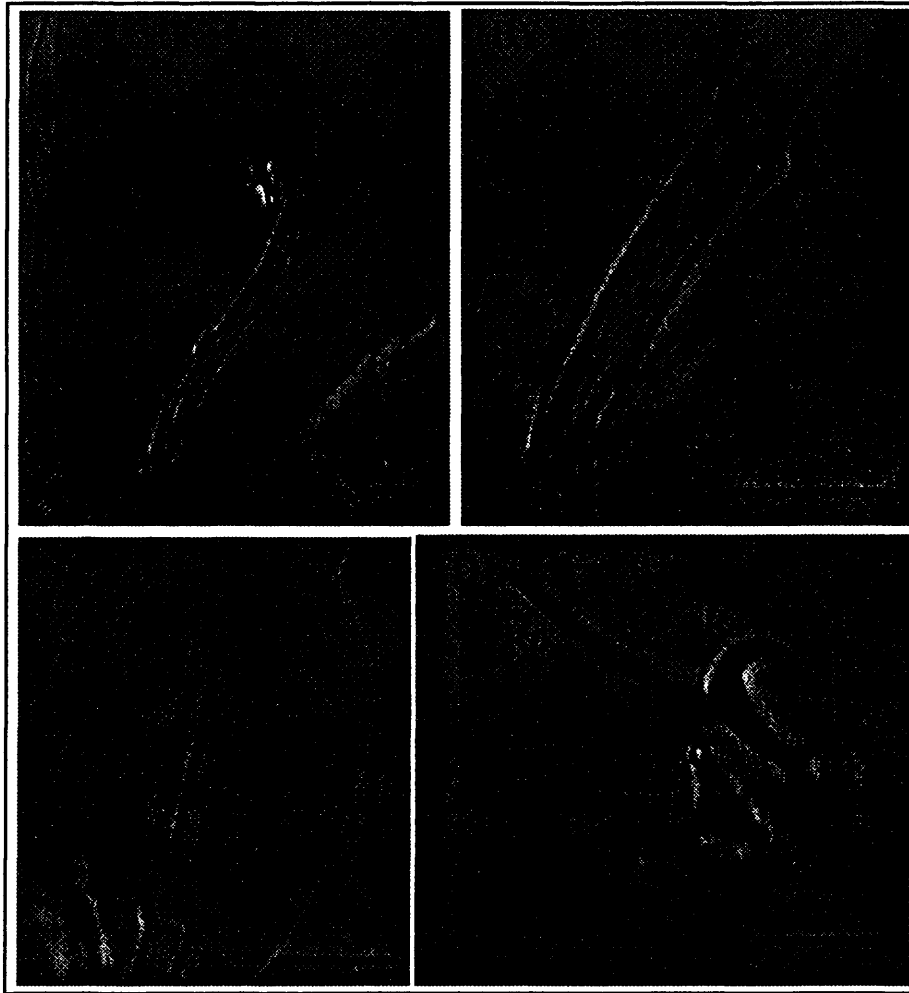


Figura 5.3.41: Imágenes de algunas estructuras de *Itaquascon placophorum*. (A) Aparato bucofaryngeo; (B) tubo bucal y furca de los estiletes; (C) contenido del bulbo faringeo; y (D) diplouñas del cuarto par de patas. Li = *listerelle*; F = furca; Bf = bulbo faringeo; DE = diplouña externa; DI = diplouña interna; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; Pa = puntas accesorias. Barras = 0,01 mm.

2.- Material estudiado

Itaquiscon placophorum se ha encontrado en 5 puntos de muestreo y en 5 muestras (Tabla 5.3.55). En las 5 poblaciones se han hallado 8 individuos que no se han podido sexar (Tabla 5.3.55). Los sustratos sobre los que habitaban estos ejemplares fueron de HP, HO y MRO (Tabla 5.3.55).

No se han encontrado huevos ni cutículas pertenecientes a esta especie.

Tabla 5.3.55: Número de individuos por muestra donde se ha encontrado a *Itaquiscon placophorum*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
4.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
8.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					1						1
8.2	MR					3						3
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
17.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2										2
19.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					1						1
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
5	5	3					5					8

3.- Variabilidad

Sólo en dos de las cinco poblaciones de *Itaquiscon placophorum* localizadas en la Sierra los individuos tenían barreras cuticulares en el segundo y tercer par de patas. Ambas poblaciones eran de otoño, una de hojarasca y otra de musgo de roca. En cual-

quier caso, no es fácil determinar la ausencia de barreras cuticulares, ya que su observación en las preparaciones puede ser complicada según la posición de los ejemplares.

Sólo en un ejemplar se han observado manchas oculares, a pesar de que no están mencionadas en la literatura, y en siete de ellos estaban ausentes.

El tamaño medio de los ejemplares de *Itaquiscon placophorum* en la Sierra era de 648 μm , el tamaño mínimo es de 418 μm y el máximo de 891 μm , y la desviación estándar, 147 μm . Tanto los límites, como la amplitud del intervalo de tamaño en la Sierra son superiores a los citados por Ramazzotti y Maucci (1983), ya que los ejemplares que estudiaron variaban entre 315 y 485 μm de longitud.

4.- Autoecología

Esta especie apareció en un intervalo de temperatura, luminosidad y peso seco del material recogido relativamente alto si se compara con los intervalos totales del estudio (Tabla 5.3.56). Las poblaciones aparecieron en altitudes situadas entre 1.000 y 1.500 m (Tabla 5.3.56).

Se han localizado casi exclusivamente en robledales (Tabla 5.3.56).

Itaquiscon placophorum compartía hábitat casi siempre en las muestras con *Macrobiotus richtersi*, *Milnesium tardigradum*, *Doryphoribius flavus*, *Diphascon (Adropion) scoticum* y *Diphascon (Diphascon) nodulosum*. En la biocenosis ha aparecido siempre con ácaros, nematodos y rotíferos.

Tabla 5.3.56: Valores de las variables ambientales en las muestras donde ha aparecido *Itaquiscon placophorum*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
4.3	1240	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	25	0	444	0	0,450	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
8.1	1480	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	13	0	5	0	0,528	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
8.2	1180	Vegetación de ribera	MRO	13	0	12	18	0,988	P	<i>Homalotheciun sericeum</i>
17.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	0	575	0	0,827	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
19.3	1220	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	18	0	6	0	0,908	P	<i>Quercus pyrenaica</i>

5.- Discusión

La pertenencia de la especie *Itaquiscon placophorum* al género *Itaquiscon* está apoyada por la presencia de soporte de los estiletos en el aparato bucofaríngeo (Guidetti, 2001, com. pers.). El género al que pertenece esta especie consta de otras 9 más, cuyas

diferencias y semejanzas con *Itaquascon placophorum* se detallan en la Tabla 5.3.57. *Itaquascon placophorum* presenta la cutícula lisa y espinas en las expansiones basales de las uñas (Tabla 5.3.57). Las especies del género *Itaquascon* se dividen en dos grupos según el aspecto de la cutícula: liso [*I. simplex*, *I. cambewerrense*, *I. pawlowskii*, *I. umbellinae*, *I. unguiculum*, *I. biserovi*, *Itaquascon placophorum* e *I. mongolicus*] o con algún tipo de estructura [*I. globuliferum* y *I. enckelii*; Tabla 5.3.57]. El grupo con cutícula lisa se puede subdividir en dos grupos: el integrado por especies con expansiones basales de las uñas [*Itaquascon placophorum* e *I. mongolicus*] y el formado por especies sin este carácter [*I. simplex*, *I. cambewerrense*, *I. pawlowskii*, *I. biserovi*, *I. umbellinae* e *I. unguiculum*; Tabla 5.3.57]. *Itaquascon placophorum* e *I. mongolicus* se diferencian porque las expansiones basales de las uñas de la primera son espinas, mientras que las de la segunda son dientes (Tabla 5.3.57).

6.- Distribución

Esta especie sólo se ha encontrado en Europa, la localidad tipo está en Turquía. Hasta la fecha no se conocía ni en España ni en Portugal, por lo que se trata de la primera cita de la especie en la Península Ibérica.

En la Figura 5.3.42 se presenta la distribución de la especie *Itaquascon placophorum* en la zona estudiada. Puede verse cómo se restringe a la mitad occidental de la Sierra.

Tabla 5.3.57: Diferencias y semejanzas entre las especies del género *Itaquascon*. 1 = Información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983; 2 = Información obtenida de Abe e Ito, 1994; 3 = Información obtenida de Pilato, Binda y Claxton, 2002; 4 = Información obtenida de Pilato, Binda y Moncada, 1999b; 5 = Información obtenida de Kaczmarek, Michalzyk y Weglarska, 2002; * = Duda sobre si la especie pertenece al género *Diphyscon* o al género *Itaquascon* (Ramazzotti y Maucci, 1983; Pilato, Binda y Claxton, 2002); ** = Granulación escasa en la región dorsal; *** = Bandas en zig-zag recubiertas de puntos pequeños y claros. A = Ausente; P = Presente; ¿? = no se ve en el dibujo o no dan el dato de la descripción original; TB = tubo bucal; TF = tubo faríngeo; PII = segundo par de patas; PIII = tercer par de patas.

	<i>I. placophorum</i> ¹	<i>I. mongolicus</i> ⁵	<i>I. simplex</i> ^{*1}	<i>I. umbellinae</i> ¹	<i>I. cambewarrensii</i> ³	<i>I. pawlowski</i> ¹	<i>I. unguiculum</i> ³	<i>I. biserovi</i> ⁴	<i>I. globuliferum</i> ²	<i>I. biserovi</i> ⁴	<i>I. encelli</i> ^{*1}
Cutícula	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Granulada**	Lisa	Bandas***
Expansiones basales de las uñas	Con espinas	Con dientes	A	A	A	A	A	A	A	A	A
2 lóbulos a cada lado de la cabeza	A	A	P	A	A	A	A	A	A	A	A
Forma de la furca de los estilites	Redonda	Redonda	Redonda	Redonda	Triangular	Redonda	Redonda	Triangular	Redonda	Triangular	¿?
Longitud TB + TF	Normal	Normal	Normal	Normal	Normal	Muy largo	Normal	Normal	Largo	Normal	Normal
Tamaño uñas respecto al cuerpo	Normal	Normal	Normal	Normal	Normal	Normal	Pequeña	Normal	Normal	Normal	Normal
Barreras cuticulares en diplouñas	P	A	A	A	A	A	A	P	P	P	A
PII-PIII											
Listerelle	P	P	P	A	A	A	A	A	P	A	A

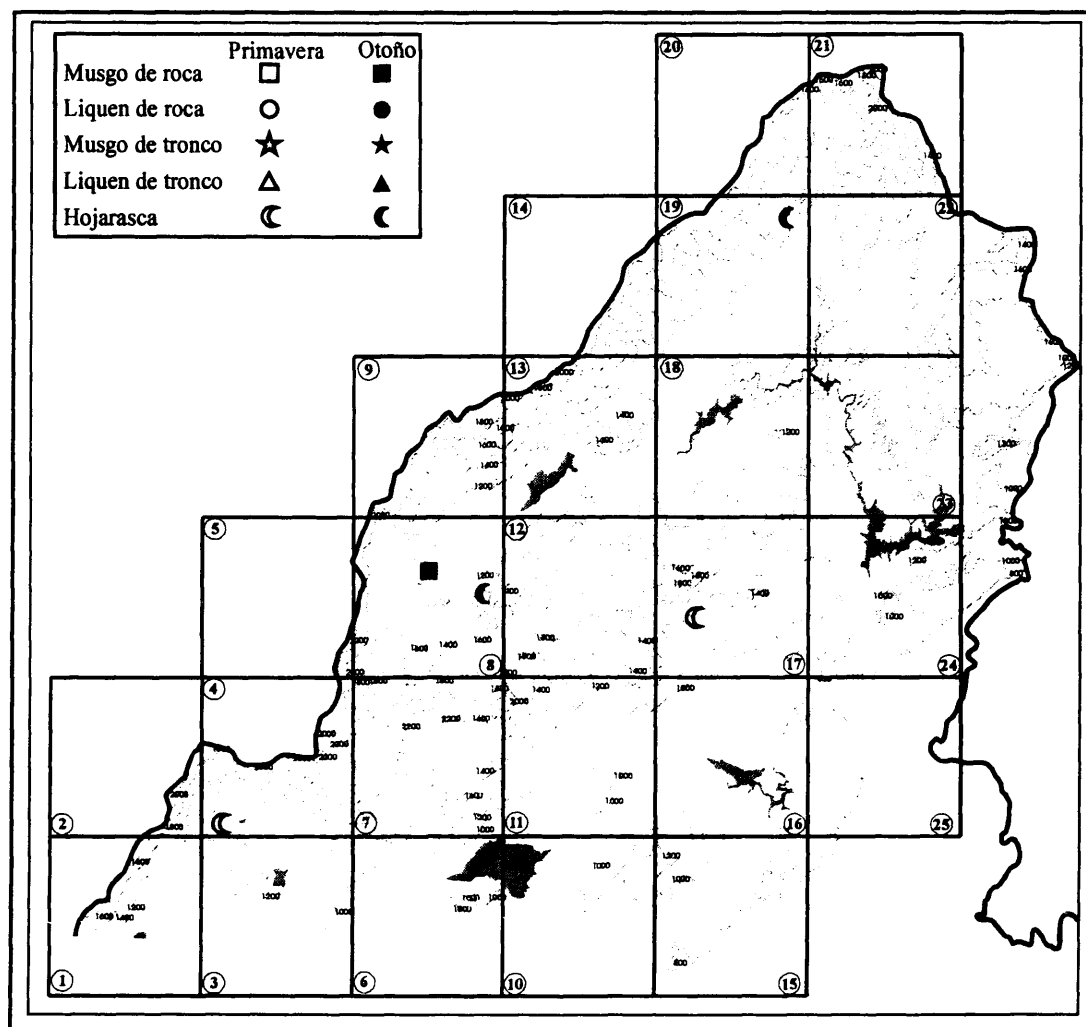


Figura 5.3.42: Distribución de *Itaquascon placophorum* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

Género *Platicrista* Pilato, 1987

Diagnosis del Género (Pilato, 1987).

El aparato bucofaríngeo es de tipo *Diphascon*, pero carece de *goccia*.

El soporte de los estiletes se inserta casi al final del tubo bucal.

Las apófisis para la inserción de los músculos de los estiletes tienen forma de anillo amplio y plano y son simétricas respecto al plano frontal.

La furca de los estiletes tiene procesos posterolaterales con forma de cuchara, que se estrecha en los ápices.

Especie tipo: *Platicrista angustata* (Murray, 1905) [antes *Diphascon angustatum* (Murray, 1905); *Hypsibius (Diphascon) angustatum* Marcus, 1936].

5.3.3.22.- *Platicrista angustata* (Murray, 1905)

Sinonimias: *Diphascon angustatum* (Murray, 1905)

Hypsibius (Diphascon) angustatum Marcus, 1936

1.- Descripción morfológica

El cuerpo de los ejemplares de *Platicrista angustata* tiene su máxima anchura a la altura del tercer par de patas (en vista dorsal), luego se estrecha progresivamente hacia la región anterior del cuerpo. La región cefálica presenta un aspecto cónico. Tienen la cutícula lisa y son transparentes.

No presentan manchas oculares en la región cefálica.

El aparato bucofaríngeo está dividido en una región rígida (tubo bucal) y una región flexible (tubo faríngeo), provista de la estructura espiralada (Figura 5.3.43.A). El tubo faríngeo es corto y ancho (Figura 5.3.43.A). La furca de los estiletes tiene procesos posterolaterales con forma de cuchara, que se estrecha en los ápices (5.3.43.B).

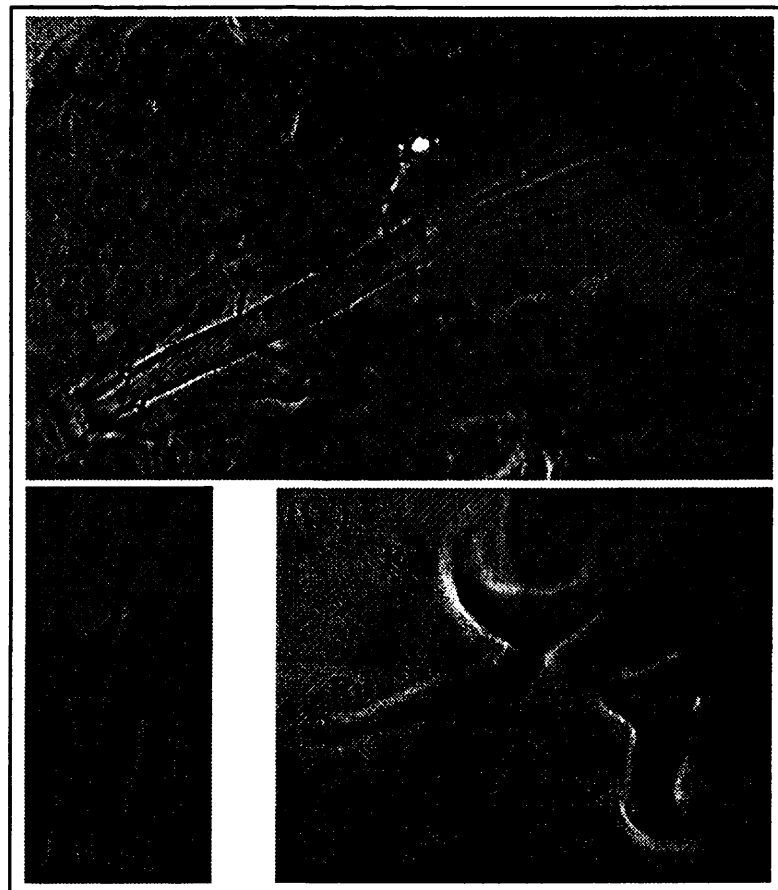


Figura 5.3.43: Imágenes de algunas estructuras de *Platicrista angustata*. (A) Aparato bucofaríngeo; (B) furca de los estiletes; y (C) diplouñas del primer par de patas. TB = tubo bucal; TF = tubo faríngeo; Li = *listerelle*; F = furca; DE = diplouña externa; DI = diplouña interna; Rp = rama principal, Rs = rama secundaria. Barras = 0,01 mm.

Las diplouñas son de tipo *Hypsibius* (Figura 5.3.43.C). La diplouña externa es más estilizada y larga que la interna (Figura 5.3.43.C). La rama principal de la diplouña externa tiene dos puntas accesorias (Figura 5.3.43.C) y es más fina que la rama secundaria. La diplouña interna es más maciza que la externa (Figura 5.3.43.C); su rama principal también tiene dos puntas accesorias.

No se conocen los huevos de esta especie.

2.- Material estudiado

En la Tabla 5.3.58 se detallan el número de individuos por muestra donde ha aparecido la especie *Platicrista angustata*. Esta especie se ha encontrado en 6 puntos de muestreo y 6 muestras (Tabla 5.3.58). Las 6 poblaciones encontradas estaban compues-

Tabla 5.3.58: Número de individuos por muestra donde se ha encontrado a *Platicrista angustata*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
2.1	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H						1					1
4.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	2										2
8.2	MR	1										1
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
11.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	1										1
12.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	4										4
13.2	MR	1										1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
6	6	9					1					10

tas por 10 individuos que no se han podido sexar (Tabla 5.3.58). Las poblaciones han aparecido en MRP, HP y HO (Tabla 5.3.58).

No se han encontrado ni cutículas ni huevos asignables a esta especie.

3.- Variabilidad poblacional

Las manchas oculares estaban ausentes en 8 individuos de los 10 estudiados, en uno estaban presentes (cuando no se han citado en la bibliografía consultada) y en otro no se ha podido determinar su ausencia o presencia.

El tamaño medio de los ejemplares encontrados fue de 938 μm , con una desviación estándar de 127 μm , un tamaño mínimo de 594 μm y uno máximo de 1.628 μm . Ramazzotti y Maucci (1983) encontraron un intervalo de tamaño entre 350 y 490 μm para esta especie, cuyos límites y amplitud son menores que los valores encontrados en la Sierra. Sólo en dos poblaciones de primavera, de musgo de roca y de hojarasca, los ejemplares superan las 1.000 μm .

4.- Autoecología

En todas las muestras en las que se ha encontrado *Platicrista angustata* los valores de luminosidad fueron bajos, la distancia desde el suelo hasta la muestra pequeña y el material recogido tenía un peso seco bajo (Tabla 5.3.59). La altitud a la que se han encontrado las poblaciones fue elevada (Tabla 5.3.59).

Apareció principalmente en pinares de *Pinus sylvestris* (Tabla 5.3.59).

Platicrista angustata se encontró habitualmente con *Macrobiotus richtersi* e *Hypsibius dujardini* y, con menos frecuencia, con *Astatumen trinacriae*, *Doryphoribius flavus*, *Hypsibius convergens*, *Milnesium tardigradum* y *Ramazzottius oberhaeuseri*. Compartían siempre el hábitat con ácaros, nematodos y rotíferos.

Tabla 5.3.59: Valores de las variables ambientales en las muestras donde ha aparecido *Platicrista angustata*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
2.1	1220	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	22	0	18	0	2,11	P	<i>Pinus sylvestris</i>
4.2	1500	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	20	2,1	90	0	0,44	P	<i>Pinus sylvestris</i>
8.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	21	2,1	72	18	0,42	P	<i>Homalothecium sericeum</i>
11.1	1260	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	15	1,5	95	0	2,75	P	<i>Pinus sylvestris</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	20	0	14	0	2,31	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
13.2	1520	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	15	0	21	16	0,54	SO	<i>Hypsum cupressiforme</i>

5.- Discusión

El género *Platicrista* se diferencia del género *Diphascon*, cercano a él, por el tamaño que tienen las apófisis para la inserción de los músculos de los estiletes: en el primer caso tiene forma de anillo muy ancho y plano y, en el segundo, tiene forma de anillo ancho (pero no tanto como en *Platicrista*) y plano (Pilato, 1987). La especie *Platicrista angustata* queda definida por una cutícula lisa y un bulbo faríngeo ovalado y sin microplacoides. En la Tabla 5.3.60 se presentan las diferencias y semejanzas existentes entre las especies del género *Platicrista*. Un primer grupo de especies queda definido por el tipo de cutícula que presentan, lisa [*Platicrista angustata* y *Platicrista affine*] o con escultura [*Platicrista cheleusis* y *Platicrista itaquasconoide*] (Tabla 5.3.60). Las especies *Platicrista angustata* y *Platicrista affine* difieren en la forma del bulbo faríngeo, cilíndrico y con bordes redondeados en la primera especie, y ovalado y con bordes cuadrangulares en la segunda (Tabla 5.3.60), aunque este carácter (la forma del bulbo faríngeo) es difícil de apreciar; de hecho, Kathman (1990a) se planteó la validez de la especie *Platicrista affine*.

Tabla 5.3.60: Diferencias y semejanzas de las especies del género *Platicrista*. 1 = Información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983; 2 = Información obtenida de Kathman, 1990. A = Ausente; P= Presente; PI = primer par de patas; PIV = cuarto par de patas.

	<i>P. angustata</i> ¹	<i>P. affine</i> ¹	<i>P. itaquasconoide</i> ¹	<i>P. cheleusis</i> ²
Cutícula	Lisa	Lisa	Lisa/Granulación patas	Granulación en todo cuerpo
Bulbo faríngeo	Cilíndrico, bordes redondeados	Ovalado, bordes cuadrangulares	Casi cilíndrico	Piriforme
Barreras cuticulares en PI a PIV	A	A	A	P
Microplacoides	A	A	P	A

6.- Distribución

La especie *Platicrista angustata* ha aparecido en Europa (la localidad tipo está en Escocia), Asia, el continente americano, África y el Ártico. Es la primera vez que se ha encontrado en la Península Ibérica.

En la Figura 5.3.44 se detalla la distribución de la especie en la Sierra de Guadarrama.

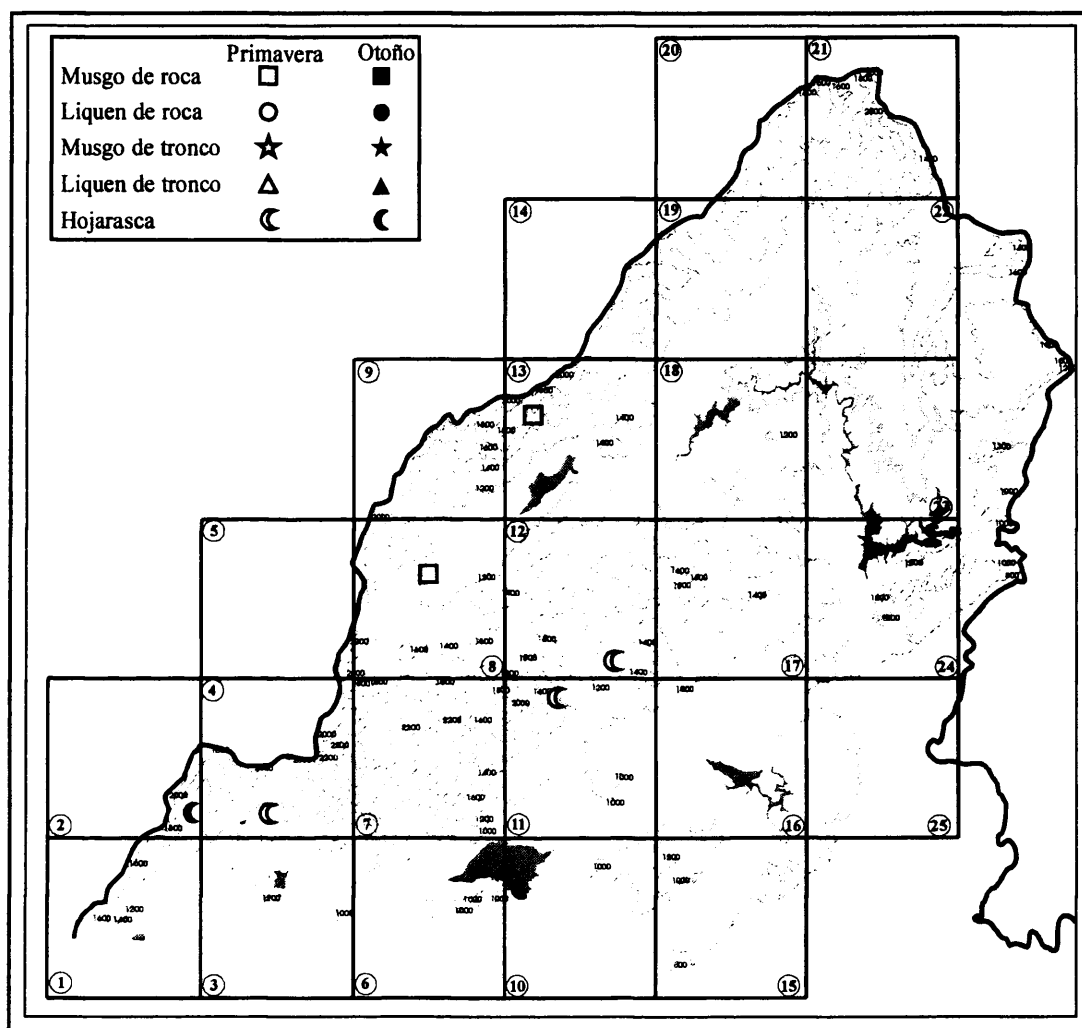


Figura 5.3.44: Distribución de *Platicrista angustata* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

Género *Ramazzottius* Binda y Pilato, 1986

Diagnosis del Género (según Binda y Pilato, 1986).

Tiene un par de órganos sensoriales elípticos en la zona dorsolateral de la cabeza.

No tiene lamelas alrededor de la boca.

El aparato bucofaríngeo es de tipo *Hypsibius*, con tubo bucal rígido en toda su longitud.

Los apéndices para la inserción de los músculos de los estiletes tienen forma de gancho y son asimétricos respecto al plano frontal.

Las diplouñas son de tipo *oberhaeuseri*.

Ponen los huevos libres (no dentro de la exuvia).

Los huevos presentan estructuras salientes de diversas formas según la especie.

Especie tipo: *Ramazzottius oberhaeuseri* (Doyère, 1840). [antes *Hypsibius oberhaeuseri* Doyère, 1840; *Macrobotus oberhaeuser* Doyère, 1840; *Macrobotus granulatus* Richters, 1908; *Macrobotus spallanzanii* Della Valle, 1915].

5.3.3.23.- *Ramazzottius oberhaeuseri* (Doyère, 1840)

Sinonimias: *Hypsibius oberhaeuseri* Doyère, 1840

Macrobotus oberhaeuser Doyère, 1840

Macrobotus granulatus Richters, 1908

Macrobotus spallanzanii Della Valle, 1915

1.- Descripción morfológica

La cutícula de los ejemplares de la especie *Ramazzottius oberhaeuseri* presenta un diseño bulboso cuando se observa lateralmente al microscopio óptico y tiene el aspecto de la tierra cuarteada de los charcos secos cuando se ve dorsaventralmente (Figura 5.3.45.A). La densidad e intensidad de la escultura de la cutícula aumenta en sentido anteroposterior, siendo muchas veces inexistente en la región cefálica y muy marcada en la región posterior del cuerpo. Hay individuos que no presentan dicha escultura en la cutícula, que aparece lisa. Los individuos adultos son de color marrón o marrón-rojizo, mientras que los individuos juveniles son incoloros. Normalmente, el pigmento se dispone en 5 franjas longitudinales (de las que cuatro son claramente visibles) y 9 transversales, separadas por franjas beige.

No presentan manchas oculares en la región cefálica, pero tienen un par de órganos sensoriales elípticos en la zona dorsolateral de la cabeza (Figura 5.3.45.B).

El tubo bucal es muy estrecho (Figura 5.3.45.C), mide alrededor de 1 µm de diámetro (Ramazzotti y Maucci, 1983). Los apéndices para la inserción de los músculos de los estiletes tienen forma de gancho y son asimétricos respecto al plano frontal (Figura

5.3.45.C). El bulbo faríngeo es ovalado y contiene apófisis y 2 macroplacoides con forma de gránulos, pero no tiene microplacoides (Figura 5.3.45.C). Los dos macroplacoides suelen ser de la misma longitud, aunque a veces el primero es un poco más largo que el segundo (Figura 5.3.45.C). El primer macroplacoide es ovalado, y el segundo es más corto y casi redondo (Figura 5.3.45.C).

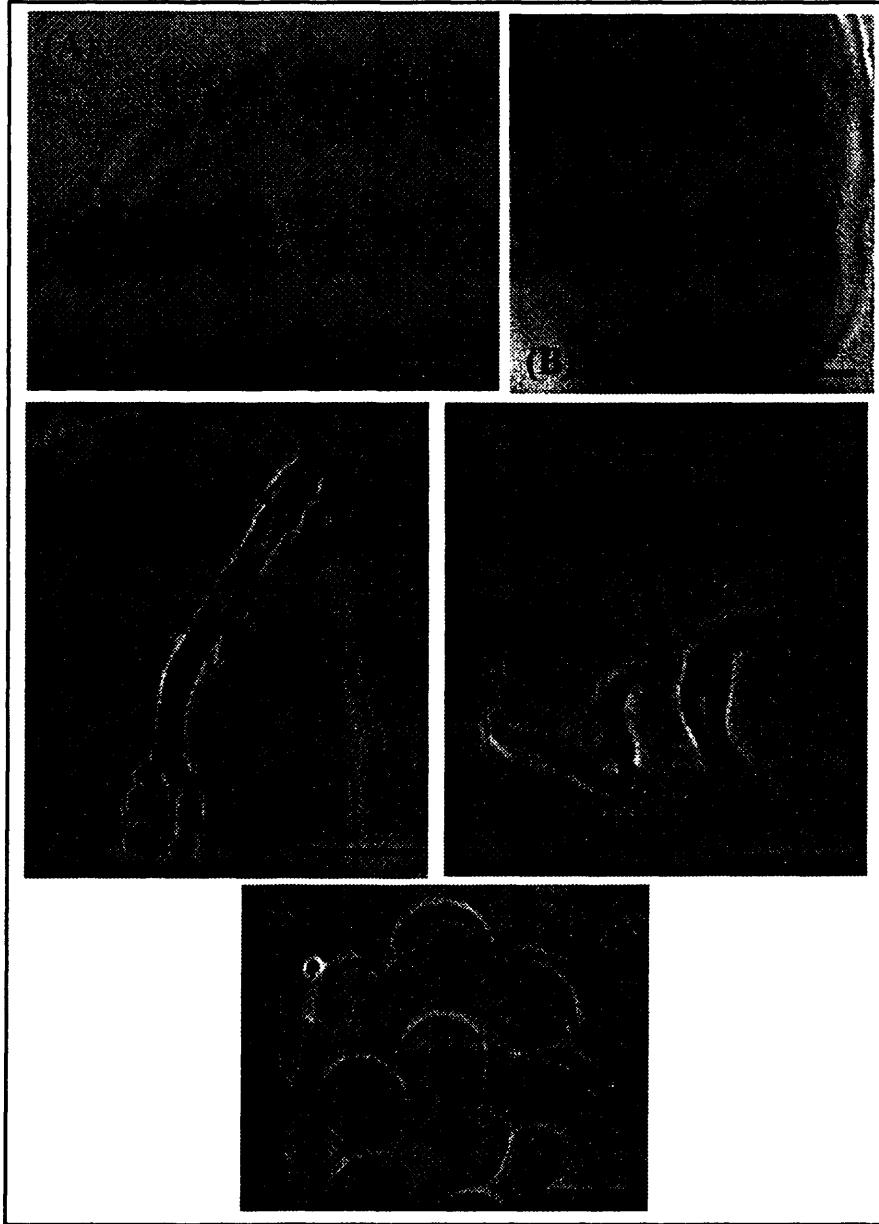


Figura 5.3.45: Imágenes de algunas estructuras de *Ramazzottius oberhaeuseri*. (A) Detalle de la escultura de la cutícula en la región caudal; (B) órgano elíptico dorsolateral en la cabeza; (C) aparato bucofaríngeo; (D) diplouñas del segundo par de patas; y (E) detalle de las estructuras salientes del huevo. AIME = apéndices de inserción de los músculos de los estiletes; A = apófisis; M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; DE = diplouña externa; DI = diplouña interna; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria. Barras = 0,01 mm.

Las dos diplouñas, externa e interna, de cada pata son de tipo *oberhaeuseri*, un tipo especial de uña *Hypsibius*, y diferentes entre sí (Figura 5.3.45.D). Las uñas tipo *oberhaeuseri* presentan una diplouña externa más grande que la interna y la rama principal más larga, estilizada y directa que la rama secundaria, que es maciza y está curvada (Figura 5.3.45.D) y que la rama principal de las diplouñas tipo *Hypsibius*. La diplouña interna es más corta y presenta las ramas principal y secundaria macizas y cortas (Figuras 5.3.45.D). Las ramas principales de las diplouñas externa e interna tienen dos puntas accesorias, más robustas en la diplouña interna. Los machos presentan en el lado externo del cuarto par de patas una *gibbosità* aplastada, que falta, o está muy reducida, en las hembras.

Ponen huevos libres, no dentro de la exuvia. Éstos son pequeños y esféricos. Generalmente presentan estructuras semiesféricas en número variable, que le dan aspecto de mora (Figuras 5.3.45.E). A veces estos salientes del huevo tienen forma de conos cortos, de conos cortados de forma irregular o de clepsidras. Los huevos pueden aparecer adheridos unos a otros en pequeños grupos y, excepcionalmente, se pueden encontrar dentro de la exuvia.

2.- Material estudiado

Esta especie ha aparecido en 47 puntos de muestreo y 117 muestras, desde una hasta nueve muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.61). En las 117 poblaciones se han contabilizado 1.377 individuos, de los que sólo se han podido sexar 9 hembras (con huevos en su interior) y 19 machos (con espermatozoides en las gónadas) (Tabla 5.3.61). Se han encontrado ejemplares en todos los hábitats y sustratos estudiados y en las dos épocas del año en que se ha muestreado (Tabla 5.3.61). Los machos se han encontrado en LTP, MRO, LTO y HO, y las hembras en LRO, LTO y HO (Tabla 5.3.61). Las poblaciones con más número de individuos se encuentran en MR y LR, tanto en primavera como en otoño (Tabla 5.3.61). También han aparecido 123 cutículas, una de ellas en MR y en muestras de primavera, con 5 huevos en su interior.

Se han encontrado además dos huevos puestos libres, ambos en muestras de otoño, uno en MR y otro en LT, asignables a esta especie por su morfología.

Tabla 5.3.61: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Ramazzottius oberhaeuseri*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.2	MR											0
	LR	14				6						20
	MT											0
	LT											0
	H											0
1.3	MR	1				1						2
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
2.1	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT	7				7						14
	H					1	1					1
2.2	MR	1										1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
2.3	MR	2										2
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
3.1	MR	17										17
	LR						9	1				9
	MT											
	LT	26	1			83		1		1		109
	H											0
3.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					2						2
4.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					2						2
4.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H					1						1
5.1	MR	15				37						52
	LR	2				4	5					6
	MT											
	LT	85		10		13						98
	H	1										1
6.3	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT					3						3
	H											0

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
8.1	MR	5										5
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
8.2	MR	3				1						4
	LR	3				12						15
	MT											0
	LT											0
	H	3				3						6
8.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					1						1
9.2	MR	1										1
	LR	1										1
	MT											0
	LT											0
	H											0
9.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
10.1	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT	1				cul						2
	H											0
10.3	MR	1										1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
11.1	MR											0
	LR	3										3
	MT											0
	LT											0
	H											0
11.2	MR	1										1
	LR											
	MT											
	LT											
	H	47										47
11.3	MR					1						1
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
11.3	MR					1						1
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1

Tabla 5.3.61 (Continuación)

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
12.1	MR	6					8	1				14
	LR	7					1					8
	MT	40					11					51
	LT	16					2					18
	H						6	1				6
13.1	MR											0
	LR											0
	MT	51					18					69
	LT	17					45					62
	H											0
15.1	MR											0
	LR											0
	MT	1					1					2
	LT	10					8	1				18
	H											0
16.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
16.2	MR	67					53			1		120
	LR	31					9					40
	MT											
	LT	1					12					13
	H											0
16.3	MR	6					40					46
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2										2
17.1	MR											0
	LR	1										1
	MT											
	LT						2					2
	H											0
18.1	MR											0
	LR											0
	MT	79					80					159
	LT	39					20					59
	H	1										1
18.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1					2					3
18.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	3										3
19.1	MR											0
	LR	68										68
	MT											
	LT											
	H											0

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
19.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						2	1				2
19.3	MR						6					6
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
20.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						2					2
21.1	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
21.2	MR	1										1
	LR											
	MT											
	LT											
	H						16					16
21.3	MR	cut				5	7					8
	LR	8										0
	MT											0
	LT											0
	H											0
22.1	MR	23					7					30
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
22.2	MR											0
	LR	2										2
	MT											
	LT											0
	H											0
22.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						cut					1
23.1	MR	1					1					2
	LR											0
	MT											
	LT	6					3					9
	H	1					4					5
24.1	MR	1										1
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1

Tabla 5.3.61 (Continuación)

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
24.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
25.1	MR	1										1
	LR	4					2					6
	MT	1										1
	LT	2										2
	H											0
25.2	MR	1					3					4
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
N° Puntos Total		N° muestras estudiadas		N° ejemplares Primavera			N° ejemplares Otoño			Total		
47		117		773			604			1377		

3.- Variabilidad poblacional

El principal aspecto en el que se ha encontrado variabilidad poblacional entre los ejemplares de *Ramazzottius oberhaeuseri* en la Sierra ha sido en la presencia o ausencia de escultura en la cutícula. Se han identificado individuos con y sin escultura mezclados dentro de una misma población, pero también existían poblaciones sólo con individuos con escultura, o sólo con individuos sin escultura; el número de cada una de estas opciones por época del año y por hábitat y sustrato se muestran en la Tabla 5.3.62.

Se puede observar que hay más poblaciones con individuos con escultura que sin escultura, tanto en primavera como en otoño. El mayor número de poblaciones sólo con individuos con escultura se encontraron en LRP y en HO, mientras que el mayor número de poblaciones sólo con individuos sin escultura aparecieron en MRO (Tabla 5.3.62). Hubo más poblaciones con individuos sin escultura en primavera (el 64% de las poblaciones de primavera tenían individuos sin escultura, frente al 44% de otoño), mientras

Tabla 5.3.62: Número de poblaciones sólo con individuos CON escultura (C), sólo con individuos SIN escultura (S) o poblaciones con ejemplares con y sin escultura (M), por época del año (primavera, P, y otoño, O) y por hábitat y sustrato (MR, musgo de roca, LR, líquen de roca, MT, musgo de tronco, LT, líquen de tronco y H, hojarasca).

	MR			LR			MT			LT			H		
	C	S	M	C	S	M	C	S	M	C	S	M	C	S	M
P	3	13	4	12	1	0	3	2	0	7	0	3	2	5	3
O	6	3	4	6	0	1	4	0	1	8	0	4	10	0	4
TOTAL	9	16	8	18	1	1	7	2	1	15	0	7	15	5	7

que en otoño había más poblaciones con individuos con escultura que en primavera (el 97% de las poblaciones de otoño estaban constituidos por individuos con escultura frente al 75% de primavera).

Entre los ejemplares que presentaban escultura aparecieron distintos grados de intensidad de la misma, sin que se haya observado tendencia alguna entre las poblaciones, sino más bien diferencias entre individuos, incluso dentro de una misma población. También se ha visto que entre los individuos que presentaban la escultura, ésta no solía estar presente en la región cefálica, siendo más densa en la región posterior del cuerpo.

A uno de los ejemplares estudiados le faltaba una pata en el cuarto par, es decir, existían anomalías, malformaciones o mutaciones entre los individuos de las poblaciones encontradas.

Un 88% de los ejemplares estudiados no presentaban manchas oculares, un 1,5% sí las presentaba y en un 10,5% no se ha podido determinar su presencia o ausencia.

Los individuos de *Ramazzottius oberhaeuseri* encontrados en la Sierra tenían un tamaño medio de 521 μm , con una desviación estándar de 106 μm , un valor mínimo de 197 μm y un valor máximo de 1.012 μm . Los ejemplares encontrados por Ramazzotti y Maucci (1983) tenían una longitud máxima de 500 μm ; prácticamente todas las poblaciones de la Sierra superaban ese valor máximo. Los intervalos de tamaño entre las distintas poblaciones encontradas tenían una amplitud entre 300 y 700 μm o entre 500 y 900 μm , cuyo valor máximo sigue estando por encima de lo encontrado por Ramazzotti y Maucci. El intervalo de tamaño entre los ejemplares encontrados en primavera y en otoño era de igual amplitud, aunque el de otoño tenía los valores máximo y mínimo por encima de los de primavera.

4.- Autoecología

Ramazzottius oberhaeuseri se encontró en intervalos de altitud, temperatura, luminosidad, distancia desde el suelo hasta muestra y peso seco del material recogido similares a los encontrados en el estudio, mientras que los valores de velocidad media del viento eran bajos (Tabla 5.3.63).

Esta especie ha aparecido principalmente en pinares de *Pinus sylvestris* y *Pinus pinea*, robledales y dehesas (Tabla 5.3.63). Con frecuencia estaban en musgos de las especies *Grimmia laevigata* y *Grimmia pulvinata*; en líquenes de las especies *Parmelia tiliacea*, *Pseudoevernia furfuracea* y *Xanthoparmelia tinctoria*; en hojarasca de roble y en acículas de *Pinus pinea* (Tabla 5.3.63).

Tabla 5.3.63: Valores de las variables ambientales en las muestras donde ha aparecido *Ramazzottius oberhaeuseri*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.2	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	LRP	21	2,2	603	25	0,30	O	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
			LRO	23	0	156	25	0,33	O	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
1.3	1020	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	21	1,2	85	0	0,62	P	<i>Grimmia laevigata</i>
			MRO	21	0	136	0	0,73	P	<i>Grimmia laevigata</i>
2.1	1220	<i>Pinus sylvestris</i>	LTP	18	2,1	25	88	0,46	N	<i>Pseudoevernia furfuracea</i>
			HO	22	0	18	0	2,11	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			LTO	22	0	13	88	0,27	N	<i>Pseudoevernia furfuracea</i>
2.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	22	0	58	55	0,52	N	<i>Racomitrium heterostichum</i>
2.3	1400	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	18	2,6	23	50	0,79	SO	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>
3.1	1020	Frondosas	LRP	20	0	25	25	0,32	SO	<i>Xanthoparmelia conspersa</i>
			LTP	20	0	24	47	0,48	SO	<i>Xantoria parietina</i>
			MRP	20	0	16	30	1,04	SO	<i>Grimmia trichophylla</i>
			LRO	20	0	19	39	0,27	SO	<i>Parmelia saxatilis</i>
			LTO	20	0	39	30	0,32	SO	<i>Xantoria parietina</i>
3.3	1160	<i>Quercus rotundifolia</i>	HO	21	0,2	207	0	1,48	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
4.1	1720	<i>Pinus nigra</i>	HO	14	0,6	22	0	1,44	P	<i>Pinus nigra</i>
4.2	1500	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	16	0	24	0	1,60	P	<i>Pinus sylvestris</i>
5.1	1920	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	23	2	30	0	0,74	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			LRP	25	2,1	925	78	0,40	SE	<i>Umbilicaria cinerascens</i>
			LTP	23	2,8	34	136	0,95	SE	<i>Pseudoevernia furfuracea</i>
			MRP	25	2,1	852	66	0,90	NO	<i>Grimmia laevigata</i>
			LRO	20	10	48	65	0,21	SE	<i>Umbilicaria cinerascens</i>
			LTO	19	0	25	136	1,17	SE	<i>Pseudoevernia furfuracea</i>
6.3	960	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Juniperus communis</i>	MRO	20	0	37	75	2,81	NO	<i>Grimmia laevigata</i>
			LTO	25	0,6	26	64	0,04	O	<i>Physcia adscendens</i>
7.3	960	<i>Pinus pinea</i>	HP	25	0	15	0	1,38	P	<i>Pinus pinea</i>
			LTP	25	1,1	187	22	0,35	O	<i>Pseudoevernia furfuracea</i>
			HO	26	0	390	0	1,57	P	<i>Pinus pinea</i>
			LTO	26	0	12	22	0,79	O	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			MTO	26	0	380	0	0,61	O	<i>Polytrichum juniperinum</i>
8.1	1480	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	24	1,9	163	20	0,49	SO	<i>Orthotrichum rupestre</i>
8.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	1,8	87	0	0,88	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			LRP	21	2,1	75	18	0,48	P	<i>Parmelina tiliacea</i>
			MRP	21	2,1	72	18	0,42	P	<i>Homalothecium sericeum</i>
			HO	13	0	9	0	1,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			LRO	13	0	86	18	0,70	P	<i>Parmelina tiliacea</i>
8.3	1440	<i>Pinus sylvestris</i>	MRO	13	0	12	18	0,99	P	<i>Homalothecium sericeum</i>
			HO	13	0	12	0	0,74	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Pinus sylvestris</i>
9.2	1120	Frondosas	LRP	19	0	172	78	0,43	N	<i>Lecanora</i> sp.
			MRP	19	0	43	46	0,86	N	<i>Homalothecium sericeum</i>
9.3	1160	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	24	0	532	0	0,32	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
10.1	980	<i>Pinus pinea</i>	LTP	18	3,1	79	55	0,44	SO	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			LTO	17	0	8	9	0,31	NE	<i>Physconia enteroxantha</i>
10.3	980	Matorral xerófilo	MRP	21	0	293	35	1,07	NO	<i>Grimmia laevigata</i>
11.1	1260	<i>Pinus sylvestris</i>	LRP	16	1,5	18	54	0,23	S	<i>Parmelia sulcata</i>
11.2	960	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Juniperus communis</i>	HP	25	1,6	625	0	1,21	P	<i>Juniperus comunis</i>
			MRP	27	1,5	536	80	1,95	N	<i>Grimmia laevigata</i>
11.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	1,8	630	0	0,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			MRO	17	0	124	22	0,53	NO	<i>Grimmia trichophylla</i>

Tabla 5.3.63 (Continuación)

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	LRP	19	0	15	62	0,28	N	<i>Parmelia sulcata</i>
			LTP	20	0	9	49	0,30	N	<i>Parmelina tiliacea</i>
			MRP	19	0	18	51	0,42	P	<i>Hedwigia stellata</i>
			MTP	20	0	9	42	0,44	S	<i>Orthotrichum rupestre</i>
			HO	22	0	8	0	0,70	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			LRO	23	1,4	4	62	0,12	N	<i>Parmelina tiliacea</i>
			LTO	23	0,6	4	54	0,177	N	<i>Parmelina tiliacea</i>
			MRO	24	1,3	18	51	0,93	P	<i>Hedwigia stellata</i>
			MTO	23	0	3	42	0,18	S	<i>Orthotrichum rupestre</i>
13.1	1120	<i>Quercus rotundifolia</i>	LTP	22	4,7	127	23	0,47	E	<i>Parmelina tiliacea</i>
			MTP	22	4,7	127	6	0,69	E	<i>Leucodon sciuroides</i>
			LTO	21	0	93	30	0,26	E	<i>Parmelina tiliacea</i>
			MTO	21	0	170	6	0,75	E	<i>Leucodon sciuroides</i>
15.1	760	<i>Juniperus comunis</i>	LTP	25	1,5	21	73	0,29	NO	<i>Xantoria parietina</i>
			MTP	25	0,9	59	2	1,21	NO	<i>Orthotrichum lyelli</i>
			LTO	27	0,7	54	73	0,07	NO	<i>Xantoria parietina</i>
			MTO	27	0	23	2	0,32	NO	<i>Orthotrichum lyelli</i>
16.1	880	<i>Juniperus comunis</i>	HP	18	0	190	0	1,16	P	Césped
16.2	900	Matorral xerófilo	LRP	26	1,3	700	21	0,56	N	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
			LTP	25	0,8	38	5	0,46	S	<i>Physcia tenella</i>
			MRP	26	1,3	719	11	0,74	N	<i>Grimmia trichophylla</i>
			LRO	18	0	51	21	0,49	N	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
			LTO	18	0	46	5	0,15	S	<i>Physcia adscendens</i>
			MRO	18	0	11	11	0,83	N	<i>Grimmia trichophylla</i>
16.3	880	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	24	0	300	0	1,77	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			MRP	23	0	760	15	0,50	P	<i>Grimmia pulvinata</i>
			MRO	18	0	600	15	0,49	P	<i>Grimmia pulvinata</i>
17.1	1120	<i>Cistus ladanifer</i>	LRP	20	0	259	25	0,75	S	<i>Lecanora sp.</i>
			LTO	21	0	525	36	0,23	SO	<i>Evernia prunastri</i>
18.1	1040	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	19	2,2	54	0	1,46	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			LTP	19	1,5	47	44	0,41	N	<i>Physcia aipoli</i>
			MTP	19	1,5	47	60	0,40	N	<i>Orthotrichum rupestre</i>
			LTO	19	1	31	44	0,80	N	<i>Physcia aipoli</i>
			MTO	19	0	37	70	0,17	N	<i>Orthotrichum lyelli</i>
18.2	1060	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	20	0	488	0	0,71	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			HO	15	0,9	50	0	0,97	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
18.3	1120	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	20	0	88	0	0,56	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
19.1	1040	<i>Pinus pinea</i>	LRP	27	0	87	130	0,29	S	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
19.2	1160	<i>Pinus pinea</i>	HO	19	0	19	0	0,99	P	<i>Pinus pinea</i>
19.3	1220	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRO	17	0	38	75	0,49	P	<i>Leucodon sciuroides</i>
20.3	1400	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	14	0	12	0	0,47	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
21.1	1560	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	16	0	29	10	0,48	S	<i>Grimmia pulvinata</i>
			MRO	14	0,7	2	3	0,32	NE	<i>Grimmia pulvinata</i>
21.2	1280	Pastizal	HO	16	0,1	425	0	1,06	P	Césped
21.3	1400	<i>Pinus sylvestris</i>	LRP	15	0	13	91	0,73	N	<i>Parmelia sulcata</i>
			MRP	15	0	12	50	0,71	N	<i>Rosulabryum capillare</i>
			MRO	12	0	0,18	50	0,63	N	<i>Rosulabryum capillare</i>
22.1	1280	Matorral xerófilo	MRP	22	1,8	120	67	3,07	NO	<i>Polytrichum piliferum</i>
			MRO	18	0,5	84	67	3,38	NO	<i>Polytrichum piliferum</i>
22.2	1000	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRP	26	1,6	82	36	0,95	O	<i>Cladonia foliacea</i>
22.3	1160	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	20	0,7	79	0	0,30	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
23.1	920	<i>Pinus pinea</i>	HP	19	0	203	0	2,04	P	<i>Pinus pinea</i>
			LTP	18	0	69	20	0,23	N	<i>Evernia prunastri</i>
			HO	18	0,3	11	0	2,55	P	<i>Pinus pinea</i>
			LTO	18	1,2	16	20	0,10	N	<i>Pseudoevernia furfuracea</i>
			MRO	18	0,2	16	12	0,95	P	<i>Hedwigia ciliata</i>

Tabla 5.3.63 (Continuación)

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
24.1	880	<i>Pinus pinea</i>	MRP	24	1,1	130	28	1,41	P	<i>Tortella tortuosa</i>
			HO	19	0	47	0	0,79	P	<i>Pinus pinea</i>
24.2	880	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	21	1,3	200	0	4,18	P	<i>Abnus glutinosa</i>
25.1	920	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRP	18	1,5	21	57	0,36	E	<i>Parmelina tiliacea</i>
			LTP	18	0	34	24	0,86	E	<i>Physconia enteroxantha</i>
25.1	920	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	18	2,5	6	9	0,66	O	<i>Hedwigia ciliata</i>
			MTP	18	0	34	16	0,30	E	<i>Hedwigia stellata</i>
			LRO	18	0,3	83	57	0,68	E	<i>Lecanora</i> sp.
25.2	760	<i>Juniperus communis</i>	MRP	20	1,5	83	16	0,43	O	<i>Racomitrium heterostichum</i>
			HO	17	0	140	0	0,38	P	Césped
			MRO	18	0	161	14	0,61	N	<i>Racomitrium heterostichum</i>

Ha aparecido habitualmente con *Milnesium tardigradum*, *Echiniscus trisetosus* y *Echiniscus blumi*, y, con menor frecuencia, con *Macrobiotus richtersi*, *Echiniscus canadensis*, *Minibiotus furcatus*, *Macrobiotus terminalis* e *Hypsibius dujardini*. Estaba sola, sin ninguna otra especie del *phylum*, en 8 muestras, seis de ellas de liquen de tronco, de primavera y de otoño, otra muestra de hojarasca de otoño y en una de liquen de roca de otoño. Cohabitaba en la biocenosis con ácaros, nematodos y rotíferos, y, con menos frecuencia, con colémbolos y larvas de quironómido.

5.- Discusión

La especie *Ramazzottius oberhaeuseri* queda definida por ser una especie del género *Ramazzottius*, por la escultura de su cutícula de aspecto bulboso o de "tierra de charco seco" (a veces no visible) y tubo bucal muy estrecho (menor de 2 µm). En la Tabla 5.3.64 se detallan las diferencias y semejanzas de *Ramazzottius oberhaeuseri* con otras especies cercanas de los géneros *Ramazzottius* e *Hypsibius*, género al que perteneció la especie. El género *Hypsibius*, que presenta especies similares a *Ramazzottius oberhaeuseri*, se diferencia de *Ramazzottius* porque no presenta órganos sensoriales elípticos en la cabeza, lo que hace fácilmente distinguible *Ramazzottius oberhaeuseri* de *Hypsibius pallidus*, y porque tiene las diplouñas tipo *Hypsibius* y no *oberhaeuseri* (Tabla 5.3.64).

Dentro del género *Ramazzottius* hay ocho especies a las que se parece *Ramazzottius oberhaeuseri* (Tabla 5.3.64). Un primer grupo de especies se podría definir por la presencia o no de la escultura típica de *Ramazzottius oberhaeuseri* (ver descripción morfológica de la especie). Las especies con escultura distinta a la de

Tabla 5.3.64: : Diferencias y semejanzas de la especie *Ramazottius oberhaeuseri* con las otras especies del género y con otras próximas. 1 = información obtenida de Biserov, 1997; 2 = información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983; * = Existe la posibilidad de que *Ramazottius oberhaeuseri* y *Ramazottius thulini* sean sinonimia (Biserov, 1997/1998). PD = poco desarrollada; PIII = Muy desarrollada; PIV = tercer par de patas; PIV = cuarto par de patas; Ø = diámetro; AIME = ápndice de inserción del músculo de los estiletes; SL = semilunar; 3 = respecto plano frontal; A = Asimétrica; S = Simétrica; R. = *Ramazottius*; H. = *Hypsibius*.

	<i>R. oberhaeuseri</i> ¹	<i>R. thulini</i> [*]	<i>R. andreevi</i> ¹	<i>R. affinis</i> ¹	<i>R. semiesculptus</i> ¹	<i>R. subanomalous</i> ¹	<i>R. anomalous</i> ¹	<i>R. caucasicus</i> ¹	<i>H. pallidus</i> ²
Órganos elípticos	Presente	Presente	Presente	Presente	Presente	Presente	Presente	Presente	Ausente
Escultura bulbosa o de "tierra seca de charco"	PD, a veces no visible	MD	PD	PD	Casi no visible	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Uñas PIII < uñas PIV	Sí	No	Sí	No	Sí	No	No	No	No
Ø tubo bucal < 2 µm	Sí	No	No	No	No	No	No	No	Sí
Forma AIME	Gancho	Gancho	Gancho	Gancho	Gancho	Gancho	Gancho	Gancho	Gancho SL
Simetría del AIME ³	A	A	A	A	A	A	A	A	S
Procesos de los huevos	Semiesféricos	Semiesféricos, ápice achatado	Cónicos	Cónicos y Tronco cónico	Cónicos	Cónicos	Cónicos	Cónicos-Grandes	No tiene
Superficie entre procesos de los huevos	Liso	Liso	Liso	Liso	Dentado	Liso	Puntos pequeños	Puntos grandes	Liso

Ramazzottius oberhaeuseri son: *R. anomalus*, *R. subanomalus* y *R. caucasicus* (Tabla 5.3.64). Las especies que presentan la misma escultura que *Ramazzottius oberhaeuseri*, se puede dividir en aquéllas que tienen muy desarrollada la escultura (*R. thulini*), aquéllas en las que casi no es visible (*R. semisculptus*) y las que la tienen poco desarrollada (*R. affinis*, *Ramazzottius oberhaeuseri* y *R. andreevi*) (Tabla 5.3.64). *R. affinis* se distingue de las otras dos especies porque no tiene las diplouñas del cuarto par de patas más desarrolladas (Tabla 5.3.64). *Ramazzottius oberhaeuseri* y *R. andreevi* se diferencian porque *Ramazzottius oberhaeuseri* tiene el diámetro del tubo bucal menor de 2 μm , y *R. andreevi* no lo tiene tan estrecho (Tabla 5.3.64). El grado de visibilidad de la escultura de la cutícula no es un carácter fácilmente apreciable, lo que hace difícil la distinción entre estas especies, en ausencia de huevos (Biserov, 1997/1998).

En caso de encontrar huevos asignables a la especie, hay algunos caracteres que se pueden utilizar para diferenciar las especies (Tabla 5.3.64). El principal problema, a la hora de identificar a *Ramazzottius oberhaeuseri*, se presenta cuando esta especie aparece sin escultura en la cutícula, aunque otros caracteres (Tabla 5.3.64), como por ejemplo el tamaño relativo de las diplouñas del tercer y cuarto par de patas, o el diámetro del tubo bucal, permiten distinguir esta especie de otras del género *Ramazzottius*.

6.- Distribución

La especie *Ramazzottius oberhaeuseri* se ha citado en todos los continentes, por lo que se considera que es una especie cosmopolita. Se ha encontrado tanto en España (Rodríguez Roda, 1952; Mihelcic, 1955; Maucci y Durante Pasa, 1984a; McInnes, 1991; Maucci, 1991a) como en Portugal (Da Cunha, 1941; Fontoura, 1981 y 1982; Maucci y Durante Pasa, 1984a y 1985). Es la primera vez que se encuentra en la Comunidad de Madrid.

En la Figura 5.3.46 se presenta la distribución de la especie en la Sierra de Guadarrama. Su distribución es amplia dentro del área estudiada; de hecho, aparece en todas las cuadrículas.

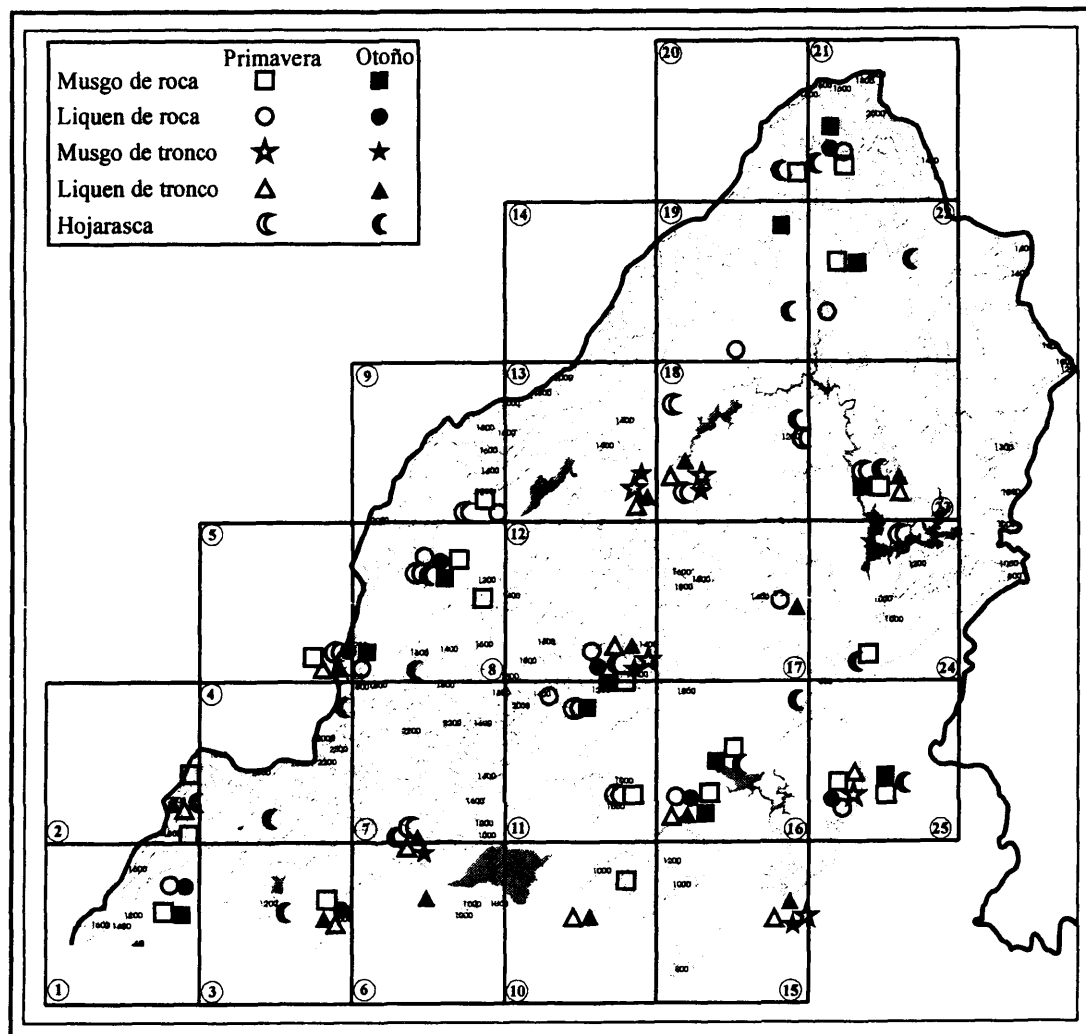


Figura 5.3.46: Distribución de *Ramazzottius oberhaeuseri* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

Familia Macrobiotidae Thulin, 1928

Diagnosis de la Familia (según Ramazzotti y Maucci, 1983).

Las diplouñas son de tipo *macrobiotus*, simétricas respecto al plano medio de la pata; secuencia de las ramas 2112.

Las diplouñas, externa e interna, de cada pata tienen la misma forma y longitud.

Género típico: *Macrobiotus* Schultze, 1834.

Género *Macrobiotus* Schultze, 1834

Diagnosis del Género (redescripción de Bertolani y Rebecchi, 1993).

Alrededor de la apertura bucal hay 10 lamelas.

El tubo bucal es rígido en toda su longitud.

El aparato bucofaríngeo presenta una barrera de refuerzo pero no tiene gancho ventral.

Las diplouñas son de tipo *hufelandi* (la rama principal y la rama secundaria están unidas en un tramo común) o tipo *echinogenitus* (las dos ramas de cada diplouña, principal y secundaria, divergen la una de la otra desde la base).

Las diplouñas presentan un pedúnculo y una pieza basal pequeña, con forma de triángulo invertido, que está separada de las ramas por una cresta transversal.

Las lúnulas están presentes, al menos, en las diplouñas del cuarto par de patas.

Los huevos tienen estructuras salientes en su superficie.

Especie tipo: *Macrobiotus hufelandi* Schultze, 1834.

5.3.3.24.- *Macrobiotus areolatus* Murray, 1907

Sinonimias: *Macrobiotus echinogenitus* Richters, 1903 (no *M. echinogenitus* Richters, 1904)

Hypsibius areolatus Marcus, 1936

Macrobiotus richtersi tipo 2 Petersen, 1951 (no Murray)

Macrobiotus harmsworthi Hallas, 1972 partim (no Murray)

1.- Descripción morfológica

Los ejemplares de esta especie tienen la cutícula lisa, sin poros. Son de color blanco o transparentes.

Presentan manchas oculares en la región cefálica (Figura 5.3.47.A).

La apertura bucal está rodeada por diez lamelas. La armadura bucal está constituida por una banda anterior, formada por varias filas de dientes pequeños, una banda posterior, compuesta por una fila de dientes triangulares, y un sistema de crestas transversales, tres ventrales y tres dorsales. El tubo bucal es largo, mide el 14,5% de la longitud total del cuerpo (Ramazzotti y Maucci, 1983). El bulbo faríngeo es ovalado y contiene apófisis y 3 macroplacoides con forma de bastoncillos cortos. Normalmente, el tercer macroplacoide es el más largo y el segundo el más corto. Los microplacoides no suelen estar presentes, pero cuando lo están son muy pequeños.

Las diplouñas son de tipo *hufelandi* (Figura 5.3.47.B), es decir, la rama secundaria se inserta a una cierta altura de la rama principal, dando lugar a un tramo común. Las lúnulas son de tamaño medio y presentan los bordes lisos, aunque, a veces, las del cuarto par de patas presentan los márgenes ligeramente irregulares (Figura 5.3.47.B).

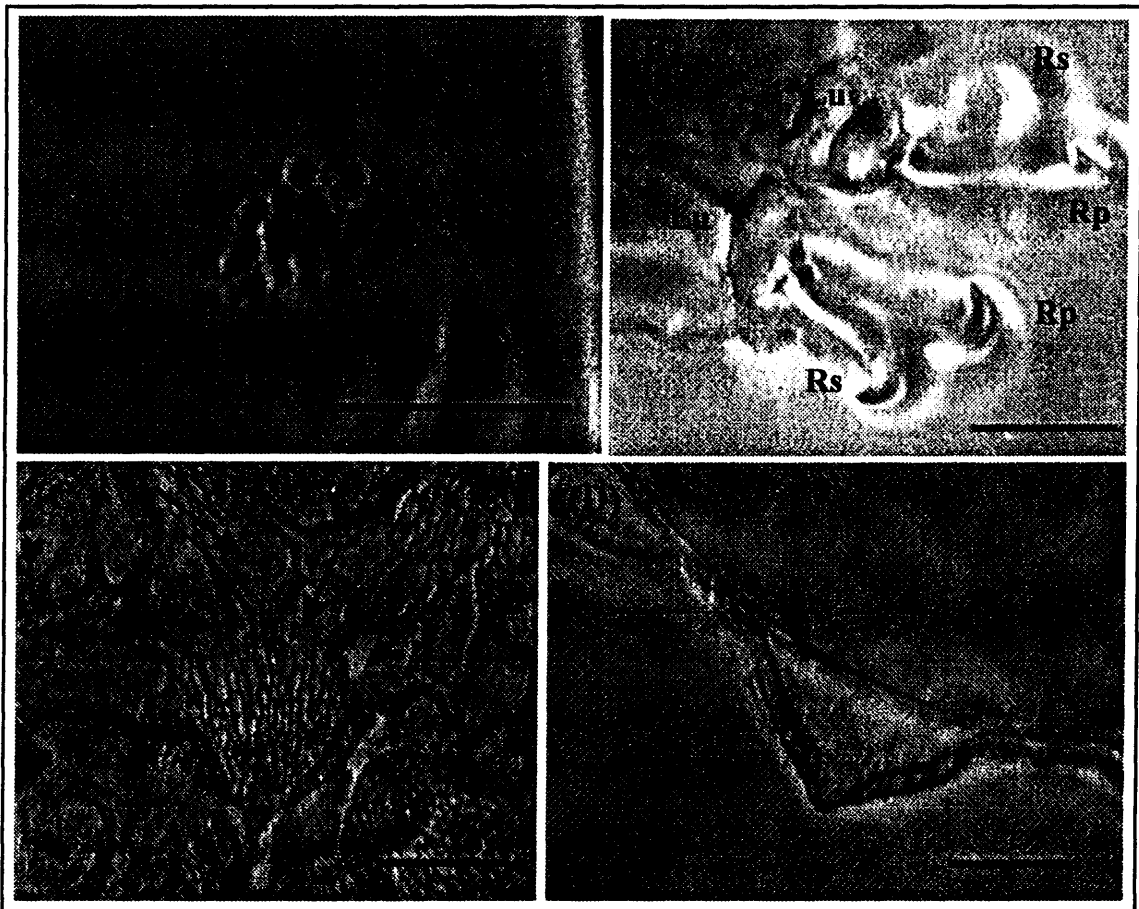


Figura 5.3.47: Imágenes de algunas estructuras de *Macrobiotus areolatus*. (A) Ojo compuesto por un conjunto de manchas oculares; (B) diplouñas del cuarto par de patas; (C) detalle de la superficie del huevo (las flechas indican las áreas poligonales) y las estructuras salientes; y (D) detalle de las estructuras salientes de los huevos. Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; Lu = lúnulas. Barras = 0,01 mm.

Ponen huevos libres, no dentro de la exuvia, que son esféricos y de dimensiones variables. Las estructuras o salientes de los huevos son cónico-bulbosos (Figura 5.3.47.C y 5.3.47.D), más o menos alargadas, y terminan en un triángulo invertido. La superficie de estas estructuras está reticulada. La superficie del huevo entre los salientes presenta un diseño formado por áreas poligonales (Figura 5.3.47.C), que le dan aspecto de malla.

2.- Material estudiado

La especie ha aparecido en 4 puntos de muestreo y en 5 muestras, con una o dos muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.65). En total, en las cinco poblaciones, se han contabilizado 29 individuos, que no se han podido sexar (Tabla 5.3.65). Las muestras son de MRP, MRO y HP, esta última es la que presentó un mayor número de individuos (Tabla 5.3.65).

Se han hallado, además, 23 huevos de esta especie en muestras de HP y MRO (Tabla 5.3.65).

Tabla 5.3.65: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Macrobiotus areolatus*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
4.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
5.2	MR	2										2
	LR											
	MT											
	LT											
	H	4				9						4
5.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	21				10						21
8.2	MR						1				4	1
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
4	5	28					1					29

3.- Variabilidad poblacional

Los individuos estudiados en la Sierra de la especie *Macrobotus areolatus* presentaron, en general, una armadura bucal visible, aunque en algunos individuos de una de las poblaciones, las bandas de dientes, anterior y posterior, de la armadura bucal no fueron visibles, quizá porque la posición que tenían en la preparación no era la adecuada para su observación. Las lúnulas de las diplouñas se vieron en todos los individuos y presentaban márgenes lisos, irregulares y, en dos poblaciones, dentados, con dientes muy pequeños. Hay una población con ejemplares con márgenes de las lúnulas de los tres tipos.

Se ha encontrado variabilidad en el número de estructuras por hemisferio de los huevos, que varió entre 12 y 21, y en el número de áreas poligonales en la base de cada estructura, que varió entre 9 y 10.

Veinte de los ejemplares estudiados presentaban manchas oculares y en nueve no se ha podido determinar su presencia o su ausencia, probablemente debido a que la posición en que quedaron no era la adecuada para la observación de las manchas oculares.

La longitud total media de los individuos de *Macrobotus areolatus* en la Sierra fue de 745 μm , con una desviación estándar de 161 μm , un límite inferior de 440 μm y uno superior de 1.188 μm . Las longitudes encontradas por Ramazzotti y Maucci (1983), para esta especie, tenían un valor máximo de 800 μm , cerca del valor medio hallado en la Sierra.

4.- Autoecología

Macrobotus areolatus apareció en altitudes elevadas, en intervalos de temperatura y luminosidad de amplitud similar a los encontrados en el conjunto de este trabajo, y, sin embargo, estaban cerca del suelo y en muestras con poco peso seco (Tabla 5.3.66).

El tipo de vegetación, así como la especie del musgo o de la hojarasca del árbol donde se ha encontrado fueron variados (Tabla 5.3.66).

En la mitad de las muestras estaba con *Macrobotus terminalis*. Cohabitaba en la biocenosis, siempre, con ácaros, nematodos y rotíferos y, en más de la mitad de las muestras, también con colémbolos.

Tabla 5.3.66: Valores de las variables ambientales en cada muestra donde ha aparecido *Macrobiotus areolatus*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
4.1	1720	<i>Pinus nigra</i>	HP	20	0	31	0	0,68	P	<i>Pinus nigra</i>
5.2	2020	Pastizal	MRP	24	0	68	18	0,55	S	<i>Polythrichum juniperinum</i>
			HP	26	0	882	0	0,92	P	Césped
5.3	2240	Afloramiento rocoso	HP	28	2	1031	0	1,08	P	Césped
8.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRO	13	0	12	18	0,99	P	<i>Homalothecium sericeum</i>

5.- Discusión

El género *Macrobiotus* es de los más diversos del *phylum*; de hecho, cuenta con casi 150 especies. Por ello y por la variedad que presenta el género se han creado diversos grupos subgénicos que aún no han adoptado ninguna categoría taxonómica. Uno de estos grupos es el *harmsworthi* o *richtersi*, al que pertenece *Macrobiotus areolatus*, y que se caracteriza por presentar: tres macroplacoides, una única fila de dientes grandes en la banda de dientes posterior de la armadura bucal, la cutícula lisa y las estructuras salientes de los huevos con forma cónica o tronco-cónica. En la Tabla 5.3.67 se detallan las diferencias y semejanzas de las especies del grupo *richtersi* que han aparecido en este trabajo y de otras cercanas a ellas. Además las especies que se comparan en dicha Tabla 5.3.67 tienen los microplacoides cerca del tercer macroplacoide, a diferencia de otro grupo de especies que lo tienen alejado del tercer macroplacoide.

Macrobiotus areolatus se distingue del resto de especies de este grupo por no tener, generalmente, microplacoides, y cuando aparecen son extremadamente pequeños, y por ser el segundo macroplacoide el más corto de los tres y el tercero el más largo (Tabla 5.3.67). A la especie que más se parece es a *Macrobiotus montanus*, que también tiene microplacoides pequeños, muchas veces ausentes, pero a diferencia de *Macrobiotus areolatus*, tiene los tres macroplacoides de tamaños similares (Tabla 5.3.67). Estos caracteres, a veces, son difíciles de observar y son las características de los huevos en las muestras los que facilitan la identificación de las especies. Los huevos de *Macrobiotus areolatus* presentan estructuras con forma cónico-bulbosas que terminan en un triángulo invertido o en punta, mientras que las estructuras de los huevos de *Macrobiotus montanus* son hemisféricos (Tabla 5.3.67).

Hallas, en 1972, propuso unificar como una sola especie a *Macrobiotus areolatus*, *Macrobiotus richtersi* y *Macrobiotus harmsworthi*, pero Ramazzotti y Maucci (1983) se

392

opusieron a esta unificación, argumentando que las tres especies eran claramente diferenciables. *Macrobiotus areolatus* se diferencia de las otras dos especies por tener los microplacoides muy pequeños, aunque muchas veces están ausentes, mientras que *Macrobiotus richtersi* tiene los microplacoides grandes y muy separados del tercer macroplacoide y en *Macrobiotus harmsworthi*, que tiene los microplacoides más grandes que *Macrobiotus richtersi*, están muy cerca del tercer macroplacoide (Tabla 5.3.67). Además existen otras diferencias: (1) *Macrobiotus richtersi* y *Macrobiotus harmsworthi* presentan un primer y segundo macroplacoide de igual tamaño, mientras que *Macrobiotus areolatus* tiene el segundo macroplacoide más pequeño que el primero, y (2) el tercer macroplacoide de *Macrobiotus richtersi* nunca es de igual tamaño que el primero, a diferencia de *Macrobiotus harmsworthi* donde estos dos macroplacoides (tercero y primero) pueden tener el mismo tamaño (Tabla 5.3.67).

Las estructuras de los huevos de *Macrobiotus richtersi* tienen forma tronco-cónica en vez de cónico-bulbosas. En los huevos de *Macrobiotus harmsworthi* las estructuras son cónicas pero achatadas y menos puntiagudas que en *Macrobiotus richtersi* (Figura 5.3.48). Además las estructuras de *Macrobiotus areolatus* son triangulares y terminan en un triángulo invertido o en punta (Tabla 5.3.67 y Figura 5.3.48). En la base de las estructuras de los huevos de *Macrobiotus areolatus* y *Macrobiotus richtersi* hay unos polígonos que no aparecen en *Macrobiotus harmsworthi* (Tabla 5.3.67 y Figura 5.3.48). Estos polígonos presentan el mismo diseño reticulado que las estructuras de *Macrobiotus richtersi*, a diferencia de *Macrobiotus areolatus* (Figura 5.3.48).

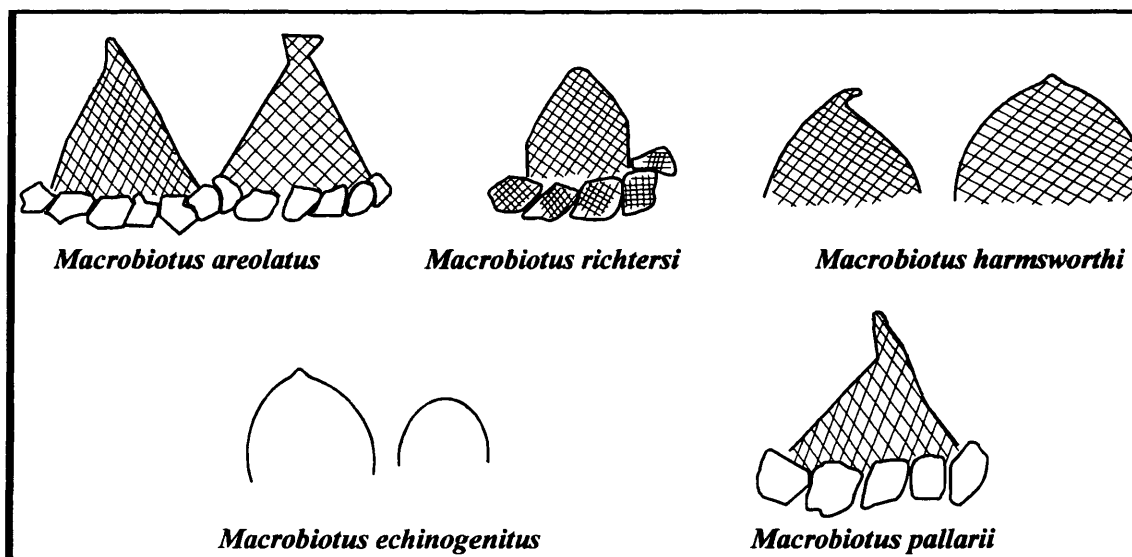


Figura 5.3.48: Esquema de los tipos de huevos con estructuras con forma cónica, que han aparecido este trabajo.

6.- Distribución

La especie *Macrobotus areolatus* se ha citado en el Ártico (la localidad tipo está situada en Spitsbergen), Europa, Asia, África, el continente americano y Oceanía; se considera una especie cosmopolita (McInnes, 1994). Se ha encontrado en España, en la comunidad autónoma de Castilla La Mancha (Rodríguez Roda, 1952; Maucci y Durante Pasa, 1984a), y en Portugal, en las regiones de Algarve, Alto Alentejo, Bajo Alentejo, Beira Alta, Beira Baja, Beira Litoral, Estremadura, Miño, Ribatejo y Tras os Montes e Alto Duero (Da Cunha, 1941; Fontoura, 1982; Maucci y Durante Pasa, 1984a y 1985). Es la primera vez que aparece en la Comunidad de Madrid.

En la Figura 5.3.49 se presenta la distribución de la especie en la zona estudiada, que se restringe a una pequeña región en el centro-oeste.

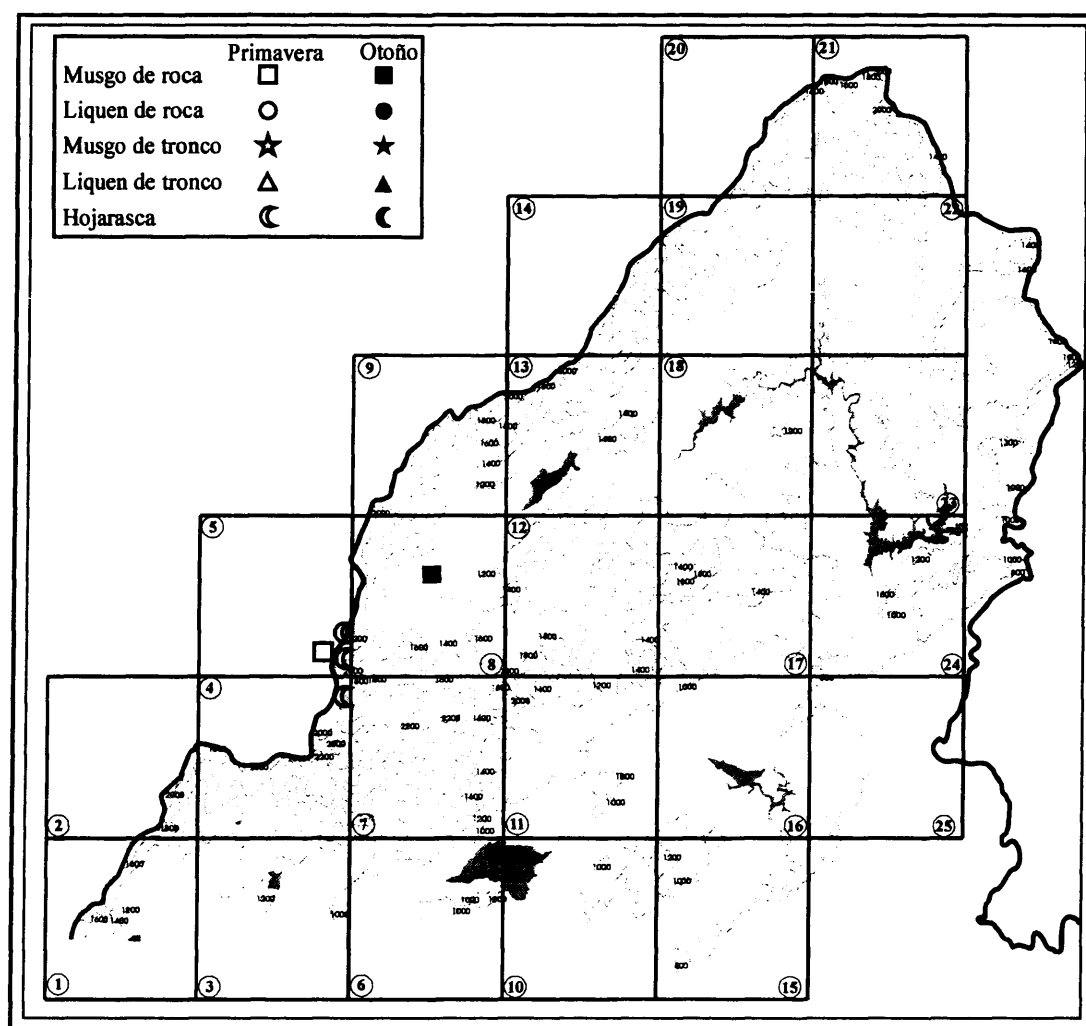


Figura 5.3.49: Distribución de *Macrobotus areolatus* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.25.- *Macrobiotus echinogenitus* Richters, 1904

Sinonimias: *Macrobiotus crenulatus* Murray, 1907 (no *Macrobiotus echinogenitus* Richters, 1903).

1.- Descripción morfológica

La cutícula de los ejemplares de esta especie es lisa o presenta poros muy pequeños. Son incoloros o marrones.

Tienen manchas oculares en la región posterior de la cabeza.

La apertura bucal está rodeada de lamelas. La armadura bucal está compuesta por una banda de dientes anterior y una posterior, ambas formadas por varias filas de dientes, y un sistema de crestas transversales. El bulbo faríngeo es ovalado y contiene apófisis, que están bien desarrolladas en algunos individuos, 2 macroplacoides, del mismo tamaño, y microplacoides (Figura 5.4.50.A). El primer macroplacoide puede ser más largo que el segundo (Figura 5.4.50.A) y, a veces, presenta un estrechamiento que hace que parezca dividido en dos.

Las diplouñas en los individuos juveniles de *Macrobiotus echinogenitus* son del tipo *echinogenitus*, es decir, con la rama principal y la secundaria separadas desde casi la base de la diplouña, mientras que en los individuos más viejos pueden ser de tipo *hufelandi* (Figura 5.4.50.B), es decir, con la rama secundaria insertada a una cierta altura de la principal, de forma que existe un tramo común. Todas las ramas principales presentan puntas accesorias bien visibles. En la base de las diplouñas hay lúnulas que son grandes y dentadas, aunque a veces presentan márgenes irregulares en vez de dentados (Figura 5.4.50.B).

Los huevos son esféricos. La forma de los salientes de los huevos puede ser cónica o de bulbo de cebolla, con la superficie punteada o cubierta de pequeñas papilas, a menudo presentan el ápice de las estructuras plegado. En casos excepcionales los huevos presentan unos salientes con forma de conos redondeados o casi hemisféricos (Figuras 5.3.48 y 5.4.50.C). Las estructuras aparecen en número de 14 a 32 en cada hemisferio (Ramazzotti y Maucci, 1983). La cáscara entre los salientes es lisa.

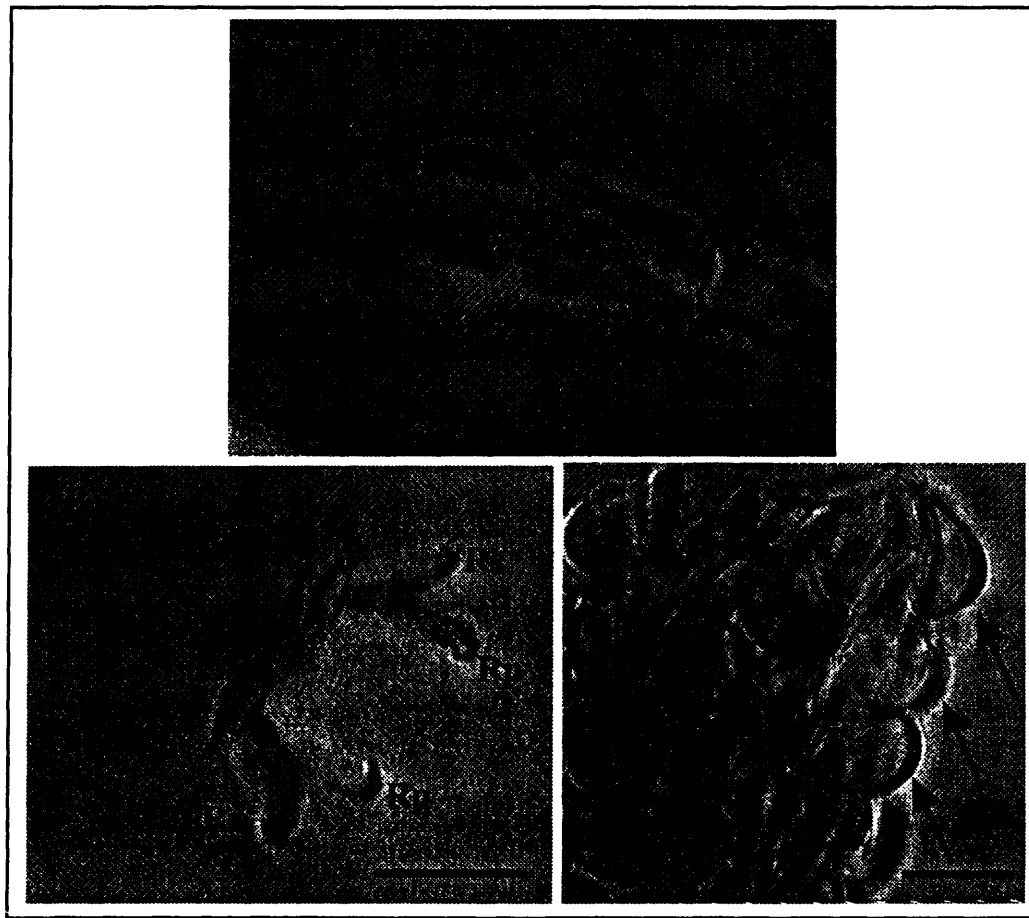


Figura 5.3.50: Imágenes de algunas estructuras de *Macrobiotus echinogenitus*. (A) Contenido del bulbo faríngeo; (B) diplouñas del cuarto par de patas; y (C) detalle de la superficie del huevo (las flechas indican las estructuras salientes). Bf = bulbo faríngeo; M1 = primer macroplacode; M2 = segundo macroplacode; m = microplacoides; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; Lu = lúnulas. Barras = 0,01 mm.

2.- Material estudiado

Macrobiotus echinogenitus ha aparecido en 2 puntos de muestreo y en 2 muestras (Tabla 5.3.68). En total se han contabilizado 7 individuos, de los que sólo se ha podido sexar un macho (con espermatozoides en las gónadas), de la población de LT (Tabla 5.3.68). Ambas muestras fueron de primavera, una, en la que había más ejemplares, de liquen de tronco, y otra, de musgo de roca (Tabla 5.3.68). Se han encontrado, además, 4 huevos, en LT (Tabla 5.3.68).

Tabla 5.3.65: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Macrobiotus echinogenitus*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
13.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT	6		1		4						6
	H											0
13.2	MR	1										1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
2	2	7					0					7

3.- Variabilidad poblacional

Una de las poblaciones encontradas presentó ejemplares con la cutícula lisa, la de musgo de roca, y la otra, la de LT, tenía individuos con poros pequeños en la cutícula. Sólo en los ejemplares de una de las poblaciones, la de LT, se vió claramente una armadura bucal compuesta por el sistema de crestas transversales y una banda de dientes posteriores formada por varias filas de pequeños dientes. En la otra población sólo se distinguió el sistema de crestas transversales, probablemente porque el ejemplar no tenía la posición adecuada para su observación.

Cinco de los ejemplares estudiados no presentaron manchas oculares; uno, el macho, las presentó y en otro, el de MR, no se ha podido determinar su presencia o su ausencia.

Los ejemplares de *Macrobiotus echinogenitus* en la Sierra presentaron una longitud total media de 662 μm , con una desviación estándar de 95 μm , un límite inferior de 473 μm y uno superior de 770 μm . Ramazzotti y Maucci (1983) encontraron un tamaño máximo de 750 μm , un valor muy parecido al encontrado en la Sierra.

4.- Autoecología

Macrobiotus echinogenitus apareció en altitudes intermedias, en muestras poco luminosas, cerca del suelo, en muestras con poco peso seco, y en intervalos de temperatura y velocidad media del viento tan amplios como los del conjunto del estudio (Tabla

5.3.69).

Se ha encontrado en un robledal y en un pinar de *Pinus sylvestris* junto con robles jóvenes (Tabla 5.3.69). Sólo ha aparecido en primavera (Tabla 5.3.69).

En la muestra de musgo de roca apareció con *Platicrista angustata*, *Macrobiotus macrocalix* y *Macrobiotus terminalis*, y en la de liquen de tronco con *Hypsibius convergens*. Siempre compartió la biocenosis con ácaros, nematodos y rotíferos.

Tabla 5.3.69: Valores de las variables ambientales en cada muestra donde ha aparecido *Macrobiotus echinogenitus*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
13.1	1120	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	LTP	22	4,7	127	23	0,47	E	<i>Parmelia tiliacea</i>
13.2	1520	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	15	0	21	16	0,54	SO	<i>Hypnum cupressiforme</i>

5.- Discusión

Esta especie pertenece al grupo *hufelandi* (Bertolani y Rebecchi, 1993), otro de los grupos que se han creado dentro del género *Macrobiotus*, cuyas especies quedan definidas por tener una armadura bucal con una banda de dientes posterior, formada por varias filas de dientes, y un sistema de crestas transversales, dos macroplacoides con forma de bastoncillo y microplacoides. *Macrobiotus echinogenitus* se distingue del resto de las especies de este grupo por tener: una armadura bucal muy desarrollada y compuesta por una banda de dientes anterior y otra posterior, ambas formadas por varias filas de dientes, un sistema de crestas transversales, lúnulas grandes, dentadas y del mismo tamaño en todas las uñas, y presentar huevos con estructuras con forma cónico-bulbosa (a diferencia del resto de las especies de *Macrobiotus* grupo *hufelandi* que presentan estructuras con forma de cáliz invertido).

En la Tabla 5.3.70 se presentan las especies del grupo *hufelandi* que aparecen en este trabajo, y otras cercanas a ellas, que presentan una armadura bucal formada por una banda de varias filas de dientes anterior, una banda de varias filas de dientes posterior y un sistema de crestas transversales. La distinción entre algunas de las especies de *Macrobiotus* grupo *hufelandi* es difícil, bien porque los caracteres que se han utilizado son difíciles de observar o bien porque los intervalos de variabilidad de los caracteres solapan en muchas especies. Varios autores utilizan el grado de desarrollo de la armadu-

Tabla 5.3.70: Diferencias y semejanzas entre las especies de *Macrobiotus* grupo *hufelandi*, que tienen la armadura bucal compuestas por dos bandas de dientes, una anterior y otra posterior, y el sistema de crestas transversales, que han aparecido en este trabajo (en negrita) y otras cercanas a ellas. 1 = información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983; 2 = información obtenida de Biserov, 1990; 3 = información obtenida de Pilato y Binda, 1983; 4 = información obtenida de Bertolani y Rebecchi, 1993; 5 = información obtenida de Bertolani, Guidi y Rebecchi, 1995. * Armadura bucal formada por: 3 = cresta transversal + banda de dientes posterior + banda de dientes anterior; MR = muy robusta; MR+ = armadura bucal más robusta de todo el grupo; R = robusta; ** = la banda de dientes posterior se une formando un anillo; *** = las crestas transversales dorsales se unen en una línea continua. ¿? = información no disponible. G = grande; In = intermedio; Pe = pequeño; PP = muy pequeño; P = Presente; A = Ausente; L = liso; I = irregular; D = dentado. *4 = tamaño relativo (TR) entre las lúnulas de los tres primeros pares de patas (PI a PIII) y el cuarto par de patas (PIV). P4 = lúnulas del PIV de mayor tamaño; Sim = tamaño similar. M1 = primer macroplacode; M2 segundo macroplacode; TR1 = M1>M2; TR2 = M1=M2; TR3 = M1=2/3M2. Forma de las estructuras de los huecos: H1 = de cáliz invertido; H2 = cónico-bulbosa; H3 = cono delgado con ápices, a veces bifidos. Superficie del huevo: Po U = con poros distribuidos uniformemente; L = Lisa; Re = reticulada; Ru = rugosa; Po P = con poros pequeños; Pol = con polígonos; Pto = con puntos. Po M = poros alrededor de la estructura de mayor tamaño que en la superficie; Por Ig = poros alrededor de la estructura de igual tamaño que en la superficie. *5 = Tamaño relativo del diámetro (D) de la base de las estructuras con forma de cáliz invertido y del disco terminal; b = base; dt = disco terminal.

	<i>M. hufelandi</i> ¹	<i>M. hibiscus</i> ¹	<i>M. echinogenitus</i> ¹	<i>M. persimilis</i> ¹	<i>M. joaneae</i> ²	<i>M. recens</i> ¹	<i>M. macrocalix</i> ²	<i>M. andinus</i> ²	<i>M. pullanti</i> ¹	<i>M. hyperboreus</i> ⁴	<i>M. nelsonae</i> ⁵	<i>M. sapiens</i> ⁵	<i>M. biserovi</i> ¹
Armadura bucal*	3MR	3MR	3MR	3MR	3MR	3MR	3MR+	3MR**	3R	3R	3R	3R***	3R***
Lúnulas de PIV	L In	L In	D G	D Pe	D P	I G+	L ¿?	L Pe	I/D Pe	L G	D G	L Pe	D G
Lúnulas de PI a PIII	L In	L In	D G	D Pe	D P	L Pe	L ¿?	L Pe	I/D Pe	L G	L Pe	L Pe	I In
TR lúnulas PI-PIII vs PIV*4	P4	P4	Sim	P4	Sim	P4	P4	Sim	Sim	Sim	P4	P4	P4
Tamaño microplacode	G	G	In	Pe	G	G	G	In	G	G	G	In	G
Tamaño relativo M1 y M2	TR1	TR1	TR1-2	TR1	TR1	TR3	TR1	TR1	TR1	TR1	TR1	TR1	TR1
Estructuras huevos	H1	H1	H2	H1	H1	H3	H1 altos	H1	H2	H1	H2	H1	H1
Borde estructuras huevos	D	D	—	D	D G	—	L	D (4-6)	—	D	—	D	L
Cáscara huevo	Po U	Po U	L	L	Re	Ru	Po U	Po P	Pol (8/9)	Pto	Pol (11/12)	Por U	Pto
Base estructuras huevos	Po Ig	L	L	Po	Por Ig	Pto	Po M	L	—	Pto	—	Po Ig	Pto
Dbase vs Ddt*5	Sim	Sim	—	b>dt	Sim	—	Sim	b>>dt	—	b>dt	—	Sim	Sim

ra bucal (poco evidente, muy evidente, etc.; Tabla 5.3.70) de las especies del grupo *hufelandi* como carácter para diferenciarlas, pero en los ejemplares estudiados en este trabajo se ha observado que muchas veces el grado de desarrollo de la armadura bucal de un individuo puede quedar atenuado por una incorrecta posición del animal para su observación en el microscopio.

Macrobiotus echinogenitus se parece a *Macrobiotus nelsonae* y *Macrobiotus bise-rovi*, que también presentan lúnulas dentadas y grandes en el cuarto par de patas, pero, a diferencia de *Macrobiotus echinogenitus*, las lúnulas de los tres primeros pares de patas no son dentadas y son más pequeñas respecto a las del cuarto par de patas (Tabla 5.3.70). La variabilidad de estos caracteres dentro de cada especie, que puede solapar entre especies, así como la dificultad para observar la presencia o ausencia de los dientes en las lúnulas, por la inadecuada posición de los ejemplares en las preparaciones, hacen que la identificación de algunos individuos haya sido difícil.

Los huevos de *Macrobiotus echinogenitus* se parecen a los de *Macrobiotus nelsonae* y *Macrobiotus pallarii*, ya que presentan estructuras con forma cónico-bulbosas (Tabla 5.3.70). A diferencia de ambas especies, *Macrobiotus echinogenitus* no presenta polígonos en la base de las estructuras, ésta aparece lisa (Tabla 5.3.70). Los huevos de *Macrobiotus echinogenitus* también se parecen a los de *Macrobiotus richtersi* y *Macrobiotus areolatus*, del grupo *harmsworthi*, de los que también se diferencia por la ausencia de polígonos o cualquier otro diseño en la base de las estructuras (Tablas 5.3.69 y 5.3.70 y Figura 5.4.48). Las diferencias entre los huevos de *Macrobiotus echinogenitus* y *Macrobiotus harmsworthi* son mucho más sutiles, ya que ninguno de los dos presentan polígonos en la base de las estructuras. *Macrobiotus echinogenitus* tiene la punta de las estructuras del huevo más alargada que la de *Macrobiotus harmsworthi*, que además tiene la superficie de las estructuras reticulada (Tablas 5.3.69 y 5.3.70 y Figura 5.4.48).

6.- Distribución

La especie *Macrobiotus echinogenitus* ha aparecido en el Ártico (la localidad tipo está situada en Spitsbergen), Europa, Asia, el continente americano, África, Oceanía y la Antártida; se considera una especie cosmopolita (McInnes, 1994). En España se ha encontrado en las Islas Canarias y en Navarra (Heinis, 1908; Rodríguez Roda, 1946), y en Portugal, en las regiones de Beira Baja y Beira Litoral (Da Cunha, 1941, 1943, 1944a y 1947b).

En la Figura 5.4.51 se detalla la distribución de la especie en la zona estudiada, que se restringe a una pequeña región en el centro-oeste.

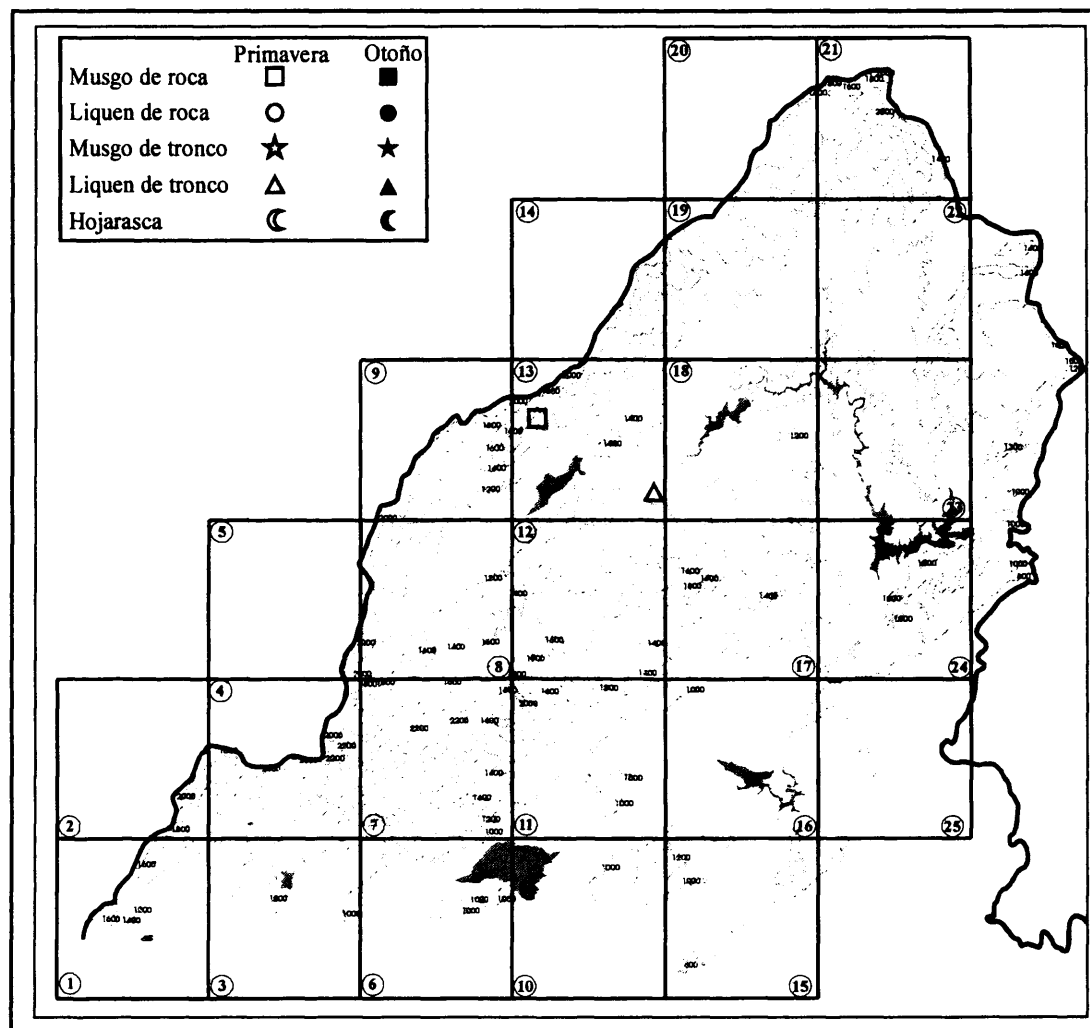


Figura 5.3.51: Distribución de *Macrobiotus echinogenitus* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.26.- *Macrobiotus harmsworthi* Murray, 1907

Sinonimias: *Macrobiotus echinogenitus* Richters, 1903 *partim*

Macrobiotus tetrodon + *astronensis* Della Valle, 1915

Macrobiotus echinogenitus Cuénot, 1932 (no Richters)

Macrobiotus harmsworthi Hallas, 1972 *partim*

1.- Descripción morfológica

Los individuos de esta especie presentan una cutícula lisa. Son incoloros o blancos.

Tienen manchas oculares en la región anterior de la cabeza, aunque, a veces, no están presentes.

La apertura bucal está rodeada de lamelas. La armadura bucal es parecida a la de *Macrobotus areolatus*, presenta: una banda anterior, formada por varias filas de dientes pequeños, una banda posterior, compuesta por una fila de dientes triangulares, y un sistema de crestas transversales, tres ventrales y tres dorsales. El tubo bucal mide prácticamente el 20% de longitud total (Ramazzotti y Maucci, 1983). El bulbo faríngeo es ovalado, y contiene apófisis y 3 macroplacoides con forma de gránulos alargados y con los bordes redondeados, y los microplacoides grandes (Figura 5.3.52). Los macroplacoides tienen longitudes similares, a veces, el tercer macroplacoides es un poco más largo que los otros dos (Figura 5.3.52). Los microplacoides están muy cerca del tercer macroplacoides (Figura 5.3.52). La fila de placoides presenta una curvatura característica (Figura 5.3.52).

Las diplouñas son de tipo *hufelandi*. Las ramas principales de todas las uñas tienen puntas accesorias robustas. Las lúnulas tienen un tamaño intermedio comparado con el de otras especies del género (Ramazzotti y Maucci, 1983). Las lúnulas del cuarto par

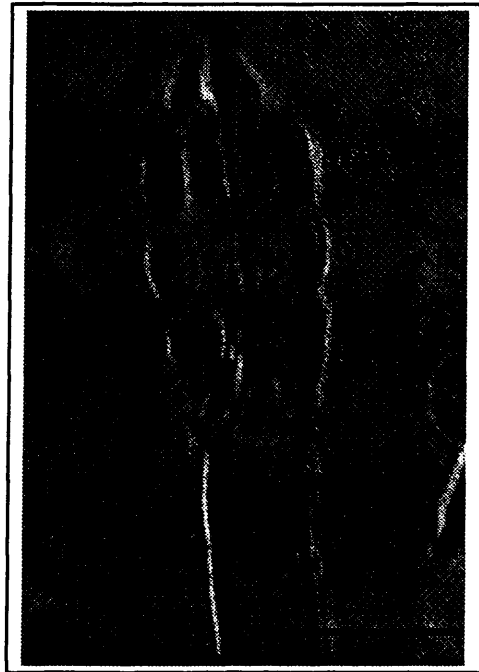


Figura 5.3.52: Contenido del bulbo faríngeo de *Macrobotus harsmworthi*. M1 = primer macroplacoides; M2 = segundo macroplacoides; M3 = tercer macroplacoides; m = microplacoides. Barras = 0,01 mm.

de patas son lisas, sobre todo en los individuos más viejos, o ligeramente irregulares.

Los huevos son esféricos con estructuras de forma cónico-bulbosa, y con el ápice más o menos fino (Figura 5.4.48). La superficie de estas estructuras presenta un diseño reticulado muy fino (Figura 5.4.48), pero claramente observable al microscopio con contraste de fase. La cáscara del huevo, entre las estructuras, cuando éstas no están en contacto por la base, es lisa. El diámetro de los huevos, incluidas las estructuras, varía desde 80 hasta 130 μm (Ramazzotti y Maucci, 1983).

2.- Material estudiado

Macrobiotus harmsworthi se ha encontrado en 11 puntos de muestreo y en 13 muestras, con una o dos muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.71). En las 13 poblaciones han aparecido 51 individuos, de los que se ha podido sexar una hembra (con huevos en formación en su interior), de MRP (Tabla 5.3.71). Las muestras fueron, en su mayoría, de hojarasca, tanto de primavera como de otoño, sólo hubo una muestra de musgo de roca de primavera (Tabla 5.3.71). Han aparecido dos huevos asignables a esta especie en una muestra en HP (Tabla 5.3.71).

Tabla 5.3.71: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Macrobiotus harmsworthi*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	6				1						7
2.1	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H					7						7
4.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					2						2
4.2	MR	4	1									4
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
11.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					3						3
13.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	4				14						18
19.1	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT											
	H	2				2						2
19.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2										2
20.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	4										4
21.3	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	1										1
24.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
N° Puntos		N° muestras		N° ejemplares		N° ejemplares		Total				
Total		estudiadas		Primavera		Otoño						
11		13		23		28				51		

3.- Variabilidad poblacional

Los ejemplares estudiados de esta especie en las poblaciones de la Sierra presentaron variabilidad en cuanto al tipo de márgenes de las lúnulas del cuarto par de patas y respecto a la armadura bucal. Sólo en dos de las poblaciones había individuos con los márgenes de las lúnulas del cuarto par de patas ligeramente irregulares, lo que podría indicar la presencia de individuos viejos. Respecto a la armadura bucal, sólo en cinco poblaciones hubo individuos en los que se distinguió claramente las dos bandas de dientes, anterior y posterior, y el sistema de crestas transversales. En los individuos del resto de las poblaciones se consiguió distinguir bien el sistema de crestas transversales y la banda de dientes posterior.

En el 90% de los ejemplares estudiados las manchas oculares estaban ausentes, en un 4% presentes y en un 6% no se ha podido determinar su presencia o su ausencia.

Los individuos estudiados de la Sierra presentaron una longitud total media de 589 μm , con una desviación estándar de 124 μm , un valor mínimo de 330 μm y uno máximo de 880 μm . Ramazzotti y Maucci (1983) encontraron un valor máximo de 750 μm para la longitud total de *Macrobotus harmsworthi*, por debajo del límite máximo hallado en la Sierra.

4.- Autoecología

Macrobotus harmsworthi apareció en intervalos de temperatura y velocidad media del viento tan amplios como los del conjunto del estudio (Tabla 5.3.72). Estaba en muestras con poca luminosidad y cercanas al suelo, si se compara con los valores de la totalidad del estudio para estas variables (Tabla 5.3.72).

Se encontró principalmente en pinares, de *Pinus nigra* y de *Pinus sylvestris*, y robledales (Tabla 5.3.72). Estaba, casi exclusivamente, en hojarasca (Tabla 5.3.72).

Casi siempre apareció en las muestras con *Hypsibius dujardini*, *Diphascon* (*Diphascon*) *pingue*, *Macrobotus richtersi* y *Milnesium tardigradum*. Cohabitaba, prácticamente siempre, con ácaros, nematodos, rotíferos y colémbolos; en la mitad de las muestras estaba con larvas de quironómido.

Tabla 5.3.72: Valores de las variables ambientales en cada muestra donde ha aparecido *Macrobiotus harmsworthi*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.1	1100	<i>Pinus nigra</i>	HP	20	3,3	126	0	3,50	P	<i>Pinus nigra</i>
			HO	20	0	33	0	2,31	P	<i>Pinus nigra</i>
2.1	1220	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	22	0	18	0	2,11	P	<i>Pinus sylvestris</i>
4.1	1720	<i>Pinus nigra</i>	HO	14	0,6	22	0	1,44	P	<i>Pinus nigra</i>
4.2	1500	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	20	0	55	40	0,80	O	<i>Hypnum cupressiforme</i>
11.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	18	0	200	0	0,94	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
13.2	1520	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	15	0	31	0	1,74	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			HO	21	0,7	20	0	1,34	P	<i>Pinus sylvestris</i>
19.1	1040	Pastizal	HP	26	0	112	0	1,86	P	Césped
19.3	1220	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	0	35	0	1,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
20.1	1420	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>	HP	17	0	182	0	0,75	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>
21.3	1400	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Pinus sylvestris</i>	HP	15	0	7	0	0,60	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Pinus sylvestris</i>
24.2	880	<i>Alnus glutinosa</i>	HO	16	0,3	17	0	0,72	P	<i>Alnus glutinosa</i>

5.- Discusión

La especie *Macrobiotus harmsworthi* pertenece al grupo *richtersi* (también conocido como *harmsworthi*), cuyas especies se caracterizan por presentar: tres macroplacoides, tener una única fila de dientes grandes en la banda de dientes posterior de la armadura bucal, la cutícula lisa y las estructuras salientes de los huevos con forma cónica o tronco-cónica. Dentro de este grupo, *Macrobiotus harmsworthi* pertenece a las especies que tienen los microplacoides muy cerca del tercer macroplacoide. En la Tabla 5.3.67 se presentan algunas especies del grupo *richtersi* que aparecen en este trabajo, y otras cercanas a ellas, y que tienen los microplacoides muy cerca del tercer macroplacoide. Como ocurre con otras especies, tanto del grupo *hufelandi* como del grupo *richtersi*, a veces es muy difícil diferenciar unas especies de otras, bien por no tener huevos en la muestra (que facilitan la identificación), bien porque los caracteres que las diferencian son difíciles de observar (son estructuras muy concretas que pueden quedar en una posición poco adecuada para su observación al microscopio) o presentan un intervalo de variabilidad que se solapa entre especies.

Macrobiotus harmsworthi se parece más al grupo de especies formado por *M. lusitanicus*, *M. radiatus*, *M. nuragicus*, *M. stellaris*, *M. snaresensis*, *M. peterseni*, *M. diffusus* y *M. maucci*, que tienen los microplacoides grandes y cerca del tercer macroplacoide, frente a *M. montanus*, *M. altitudinalis*, *M. orcadensis* y *M. blocki*, que no lo tienen o lo tienen pero no tan grande (Tabla 5.3.67). Las diferencias entre el grupo de especies

antes mencionado (con los microplacoides grandes) y *Macrobiotus harmsworthi* se centran en el tamaño relativo de los tres macroplacoides. *Macrobiotus harmsworthi* y *M. orcadensis* son las únicas especies dentro de este grupo que tienen el mismo tamaño en los dos primeros macroplacoides, y el tercero de igual o mayor tamaño (Tabla 5.3.67). *Macrobiotus harmsworthi* se diferencia de *M. orcadensis* porque esta especie no tiene banda de dientes anterior en la armadura bucal (Tabla 5.3.67). La mayor dificultad en la identificación de los ejemplares se presenta al tratar de determinar la presencia o ausencia de esta banda de dientes anterior en la armadura bucal, o el tamaño relativo de los macroplacoides en ejemplares que son muy pequeños, o que no han quedado en una posición apropiada para la observación de estos caracteres.

Las diferencias entre los huevos son más evidentes. Los huevos de *Macrobiotus harmsworthi* se distinguen del resto de los huevos de las especies del grupo *richtersi*, que tienen los microplacoides cerca del tercer macroplacoide, en el tipo de estructuras que presentan, a saber, cónico-bulbosas y redondeadas, con la superficie reticulada, y la base lisa, características únicas (Tabla 5.3.67 y Figura 5.3.48).

Macrobiotus harmsworthi se distingue fácilmente de las otras dos especies del grupo *richtersi* que han aparecido en este trabajo, *M. areolatus* y *M. richtersi*, y cuyos huevos son muy parecidos. *Macrobiotus harmsworthi* se diferencia de *M. areolatus* porque presenta los microplacoides grandes, mientras que *M. areolatus* o no los presenta o son muy pequeños. En cuanto a los huevos, *Macrobiotus harmsworthi* tiene las estructuras con forma cónico-bulbosas, como *M. areolatus*, pero en *Macrobiotus harmsworthi* son achatadas y la base de las estructuras de *Macrobiotus harmsworthi* es lisa, mientras que en *M. areolatus* las estructuras terminan en un triángulo invertido o en punta y hay unos polígonos formando una malla en la base de las estructuras (Tabla 5.3.67 y Figura 5.3.48).

Macrobiotus harmsworthi se diferencia de *M. richtersi* porque en la primera especie los microplacoides están muy cerca del tercer macroplacoide, mientras que en la segunda especie los microplacoides están muy alejados del tercer macroplacoide, y porque el primer macroplacoide está más cerca del segundo en *M. richtersi*. Los huevos de *M. richtersi* presentan unas estructuras cónico-bulbosas, como los de *Macrobiotus harmsworthi*, pero tienen el ápice más alargado, y en la base tienen unos polígonos que no están en los huevos de *Macrobiotus harmsworthi* (Tabla 5.3.67 y Figura 5.3.48).

Todas estas características apoyan la tesis de Ramazzotti y Maucci (1983) de que

estas tres especies son válidas y no, como defiende Hallas (1972), son sinonimias.

Se han descrito dos subespecies de *Macrobiotus harmsworthi*, aunque las diferencias se fundamentan en las características de los huevos, ya que los individuos son prácticamente idénticos. El adulto de *Macrobiotus harmsworthi coronatus* es idéntico al de *Macrobiotus harmsworthi harmsworthi* (Ramazzotti y Maucci, 1983), mientras que *Macrobiotus harmsworthi obscurus* presenta diferencias, aunque son muy sutiles. Por ejemplo, la armadura bucal es un poco menos evidente que en *Macrobiotus harmsworthi harmsworthi* y las puntas accesorias de las ramas principales son algo más grandes (Dastych, 1995). La diferencia entre ambos caracteres es muy difícil de apreciar, lo que hace que en la práctica se consideren como idénticos.

En los tres taxones las estructuras de los huevos son cónico-bulbosas. Las estructuras de los huevos de *Macrobiotus harmsworthi harmsworthi* tienen el ápice redondeado, mientras que en las de *Macrobiotus harmsworthi coronatus* el ápice es alargado y puntiagudo y termina en uno o dos filamentos, y en *Macrobiotus harmsworthi obscurus* es alargado. La base de las estructuras de los huevos es lisa en *Macrobiotus harmsworthi harmsworthi*, presenta unos polígonos con una corona de puntos en *Macrobiotus harmsworthi coronatus* y tiene unos pliegues irregulares en *Macrobiotus harmsworthi obscurus*. En este trabajo sólo se han encontrado huevos del tipo de *Macrobiotus harmsworthi harmsworthi*. La identificación de los individuos se ha realizado recurriendo a los huevos en las muestras donde había, o a la comparación de los adultos de las muestras sin huevos y los de las muestras con huevos, y comparando con los adultos de la colección de tardígrados del Departamento de Biología Animal de la *Università degli studi di Modena e Reggio Emilia*.

6.- Distribución

Macrobiotus harmsworthi se ha citado en Asia (la localidad tipo está en Zemlya Frantsa-Iosifa, Rusia), Europa, el continente americano, África, Oceanía, la Antártida y el Ártico; se considera una especie cosmopolita (McInnes, 1994). Se ha encontrado en Andorra (Maucci y Durante Pasa, 1984a), en España, en las comunidades autónomas de Andalucía, Aragón, Cantabria, Castilla León, Castilla La Mancha, Cataluña, Madrid y Valencia (Rodríguez Roda, 1951 y 1952; Mihelcic, 1954; Maucci y Durante Pasa, 1984a), y en Portugal, en las regiones de Algarve, Alto Alentejo, Bajo Alentejo, Beira Baja, Beira Litoral, Duero Litoral y Tras os Montes y Alto Duero (Fontoura, 1981;

Maucci y Durante Pasa, 1984a y 1985). En Madrid apareció en Villalba y en el Real Jardín Botánico (Mihelcic, 1954).

En la Figura 5.3.53 se detalla la distribución de la especie en la región estudiada, que aparece en puntos bastante dispersos por la Sierra.

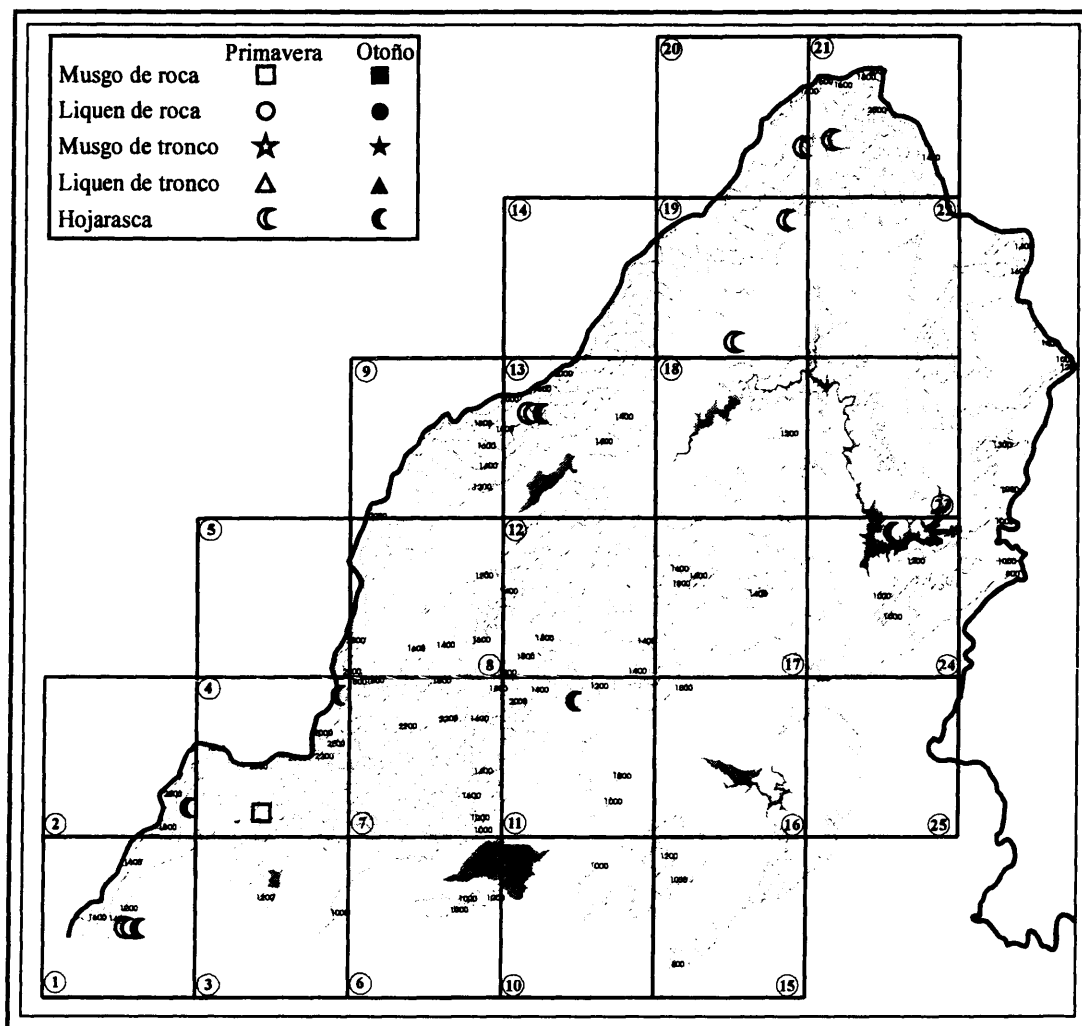


Figura 5.3.53: Distribución de *Macrobotus harsmworthi* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.27.- *Macrobotus hufelandi* Schultze, 1833

Sinonimias: *Macrobotus eminens* Ehrenberg, 1859

Macrobotus hufelandii Thulin, 1911

Macrobotus interruptus Della Valle, 1914

Arctiscon tetradactylum Nitzsch, 1835

Macrobotus diodon Della Valle, 1915

1.- Descripción morfológica

La cutícula de los ejemplares de esta especie presenta poros (también denominados "perlas") pequeños, con un diámetro hasta de 1,5 μm (Bertolani y Rebecchi, 1993), que son redondeados y están esparcidos por todo el cuerpo (Figura 5.3.54.A). Suelen ser incoloros, sobre todo los juveniles, a menudo opacos, y, a veces, tienen bandas transversales de color marrón o amarillo. Los individuos grandes presentan manchas negras irregulares, especialmente en la parte posterior del cuerpo.

Casi siempre presentan manchas oculares en la zona posterior de la región cefálica.

La boca está rodeada de lamelas. La armadura bucal está compuesta por dos bandas de dientes, una anterior y otra posterior, ambas formadas por varias filas de dientes, y un sistema de crestas transversales (tres crestas dorsales, más grandes, y tres ventrales, más pequeñas). El tubo bucal mide alrededor del 10% de la longitud total del cuerpo (Bertolani y Rebecchi, 1993). Los estiletes son robustos y están un poco curvados. El bulbo faríngeo es ovalado y contiene apófisis, de grandes dimensiones, 2 macroplacoides, con forma de bastoncillo, y microplacoides (Figura 5.3.54.B). El primer macroplacóide es más largo que el segundo (Figura 5.3.54.B) y suele presentar, sobre todo en individuos adultos, un estrechamiento.

Las diplouñas son de tipo *hufelandi*, es decir, la rama secundaria se inserta en la rama principal a una cierta altura, creando entre ambas un tramo común. Cada rama principal tiene dos puntas accesorias que son robustas. Las lúnulas tienen un tamaño intermedio comparado con el de otras especies del género (Figura 5.3.54.C). El margen de las lúnulas es liso en todas las patas, aunque ocasionalmente se han observado márgenes irregulares en las del cuarto par de patas, que son de mayor tamaño. En la base del cuarto par de patas hay unos puntos negros irregulares, que en los tres primeros pares de patas se localizan lateralmente.

Los huevos los depositan libres, no dentro de la exuvia, aunque a veces aparecen en grupos de 2 hasta 8 huevos adheridos unos a otros. La superficie de los huevos está cubierta por unas estructuras con forma de cáliz invertido (Figuras 5.3.54.C y 5.3.55), que terminan en un disco con márgenes dentados (como las ruedas de un reloj) y cuyo diámetro es menor que el de la base de las estructuras (Figuras 5.3.54.C y 5.3.55). La cáscara, entre los salientes, presenta numerosos poros distribuidos uniformemente (Figuras 5.3.54.C y 5.3.55).

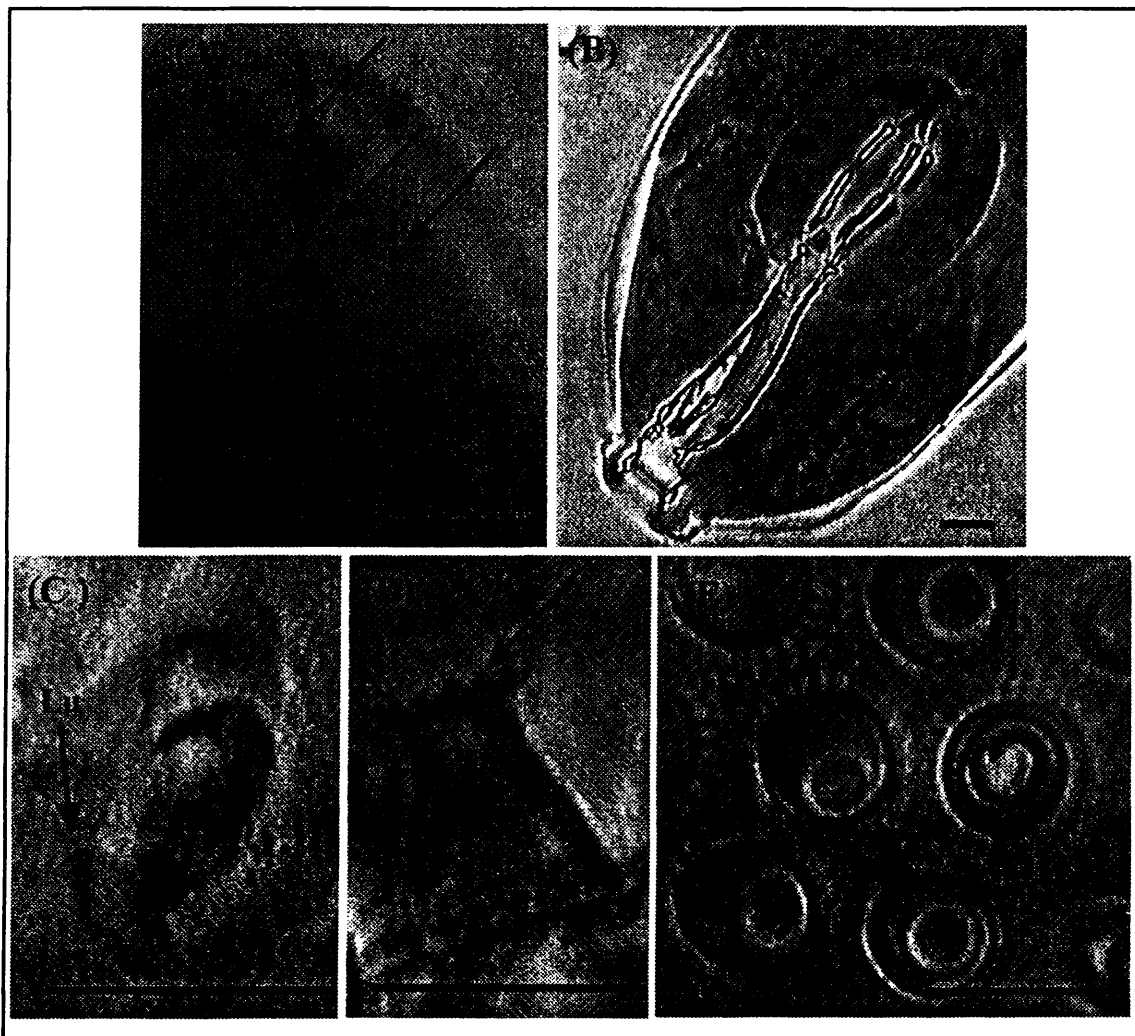


Figura 5.3.54: Imágenes de algunas estructuras de *Macrobiotus hufelandi*. (A) Detalle de la cutícula, las flechas indican los poros; (B) aparato bucofaringeo; (C) detalle de la lúnula de las diploúñas del cuarto par de patas; (D) estructura saliente con forma de cáliz invertido; y (E) detalle de la superficie con poros (flechas) de los huevos. Bf = bulbo faríngeo; M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; m = microplacoides; Lu = lúnulas. Barras = 0,01 mm.

2.- Material estudiado

La población que se ha encontrado de *Macrobiotus hufelandi*, de MRO, estaba constituida por 5 individuos, que no se han podido sexar (Tabla 5.3.73). Además, en esa misma muestra se ha hallado un huevo asignable a *Macrobiotus hufelandi* (Tabla 5.3.73).

3.- Variabilidad poblacional

En todos los ejemplares estudiados se ha observado claramente la armadura bucal completa. Todos ellos presentaban poros pequeños en la cutícula y las lúnulas del cuarto par de patas lisas.

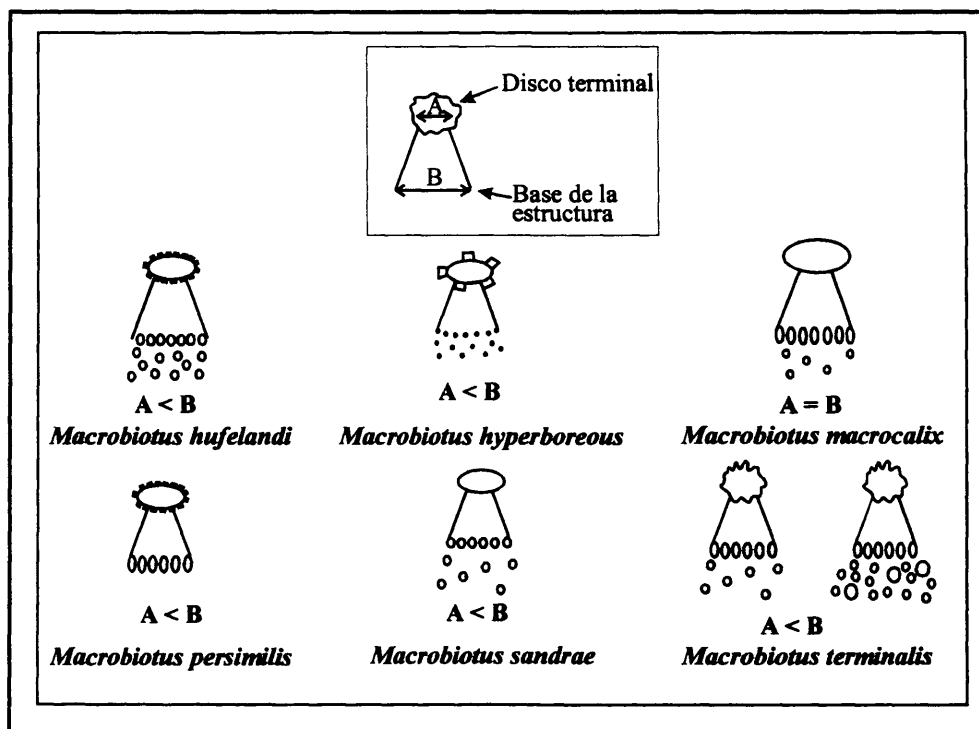


Figura 5.3.55: Esquema de los tipos de huevos con estructuras con forma de cáliz invertido que han aparecido en este trabajo.

Tres de los individuos no presentaban manchas oculares y dos sí.

Los ejemplares estudiados de la Sierra tenían una longitud total media de 752 μm , con una desviación estándar de 199 μm , un límite inferior de 594 μm y uno superior de 1.078 μm . La longitud máxima encontrada por Ramazzotti y Maucci (1983) era de 1.200 μm , con dimensiones medias entre 300 y 450 μm , y los ejemplares examinados por Bertolani y Rebecchi (1993) medían entre 167 y 556 μm . El límite superior de los ejemplares estudiados por Ramazzotti y Maucci está por encima del encontrado en la Sierra, mientras que la longitud media es mayor en los ejemplares de este estudio que en los analizados tanto por Ramazzotti y Maucci, como por Bertolani y Rebecchi.

Tabla 5.3.73: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Macrobiotus hufelandi*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
4.2.	MR						5				1	5
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
1	1	0					5					5

4.- Autoecología

Macrobiotus hufelandi apareció en muestras donde la temperatura era baja, lo mismo que la velocidad media del viento, la luminosidad y el peso seco del material recogido; así mismo se encontró a poca distancia sobre el suelo (Tabla 5.3.74), si se compara con los valores obtenidos en la totalidad del estudio.

La especie ha aparecido en un pinar de *Pinus sylvestris* (Tabla 5.3.74).

En la muestra se ha encontrado junto a *Macrobiotus pallarii* y *Echiniscus mero-kensis*. En la biocenosis cohabitaba con ácaros, nematodos, rotíferos y colémbolos.

Tabla 5.3.74: Valores de las variables ambientales en las muestras donde ha aparecido *Macrobiotus hufelandi*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
4.2	1500	<i>Pinus sylvestris</i>	MRO	16	0,1	29	40	0,50	O	<i>Hypnum cupressiforme</i>

5.- Discusión

La identificación de las distintas especies de *Macrobiotus* grupo *hufelandi* es difícil, ya que las diferencias entre las especies son, a menudo, sutiles, y los huevos (que en la mayoría de los casos resuelven las identificaciones) no siempre están disponibles o aparecen varios morfotipos juntos en una sola muestra.

Macrobiotus hufelandi queda definida por ser una especie del grupo *hufelandi* (es decir, tiene una armadura bucal compuesta, al menos, por una banda de dientes posterior-formada por varias filas de dientes- y un sistema de crestas transversales, dos macroplacoides con forma de bastoncillo y microplacoides), que presenta una armadura bucal robusta, tiene poros pequeños en la cutícula y las lúnulas del cuarto par de patas con márgenes lisos. En la Tabla 5.3.70 se especifican las diferencias y semejanzas de las especies del grupo *hufelandi*, con una armadura bucal compuesta por una banda de dientes anterior y otra posterior y un sistema de crestas transversales [lo que Bertolani y Rebecchi (1993) denominaron "armadura bucal robusta"], que aparecen en este trabajo y de otras cercanas a ellas.

Macrobiotus hufelandi es distinguible de *M. echinogenitus*, *M. pallarii*, *M. persimilis*, *M. joannae*, *M. sapiens*, *M. andinus*, *M. hyperboreous*, *M. recens*, *M. macrocalix*, *M. nelsonae* y *M. biserovi*, mediante la comparación de caracteres como: los márgenes de las lúnulas, el tamaño relativo de las lúnulas del cuarto par de patas respecto a los

otros tres pares, el tamaño de los poros de la cutícula o el tamaño de los microplacoides (Tabla 5.3.70). Aparecen dos tipos de problemas con este tipo de caracteres. Por un lado, no en todas las descripciones se facilitan estos detalles (sobre todo en las descripciones antiguas, por ejemplo, la de *M. hibiscus*; Tabla 5.3.70), y por otro lado, a menudo se trata de apreciaciones ambiguas o con gran variabilidad intraespecífica, lo que favorece el solapamiento de los intervalos de variabilidad entre especies. Por ejemplo, lo evidente o robusta, o lo poco evidente o fina, que pueda parecer una armadura bucal de una especie frente a otra, puede depender de la posición en que haya quedado el animal en la preparación para el microscopio, y la adecuación de esa posición para la observación de la armadura bucal. Lo mismo puede ocurrir con caracteres como los márgenes de las lúnulas. Siempre y cuando se comparen dos especies que tengan lúnulas lisas o las tengan claramente dentadas (es decir, los dos extremos en los estados de ese carácter) no habrá problemas (por ejemplo, las lúnulas del cuarto par de patas de *Macrobiotus hufelandi* y las de *M. echinogenitus*; Tabla 5.3.70), pero si una de las especies que se va a comparar puede tener márgenes irregulares en las lúnulas, se pueden confundir con una lúnula poco dentada o con una lúnula dentada que haya quedado en una posición inadecuada para su observación (por ejemplo, las lúnulas del cuarto par de patas de *Macrobiotus hufelandi* y las de *M. sandrae*; Tabla 5.3.70).

La morfología de los huevos de *Macrobiotus hufelandi* es claramente distinguible del resto de las especies del género por presentar unas estructuras grandes con forma de cáliz invertido, un diámetro de la base de las estructuras menor que el del disco terminal, el borde del disco terminal con dientes (como los de las ruedas de los relojes) y la cáscara del huevo tapizada uniformemente por poros que tienen el mismo tamaño entre las estructuras y en la base de las mismas (Tabla 5.3.70). Huevos similares, con estructuras con forma de cáliz invertido, los presentan: *M. sapiens*, *M. biserovi*, *M. persimilis*, *M. macrocalix*, *M. joanneae*, *M. hibiscus*, *M. santori*, *M. terminalis*, *M. sandrae*, *M. hyperboreus*, *M. patagonicus* y *M. diversus* (Tablas 5.3.70 y 5.3.75 y Figura 5.3.55). Se diferencian de *Macrobiotus hufelandi* en una o varias de las siguientes características: tipo de borde del disco terminal de la estructura, tipo de superficie de la cáscara del huevo, tipo de diseño de la base de las estructuras y tamaños relativos de los diámetros de la base de las estructuras y de los discos terminales (Tablas 5.3.70 y 5.3.75 y Figura 5.3.55).

Macrobiotus hufelandi se parece a *M. hibiscus*, comparando tanto la morfología de los individuos como la de los huevos. Las medidas morfométricas de *M. hibiscus* presentadas por Barros (1942) no son conclusivas y puesto que el material tipo no pudo ser examinado por Bertolani y Rebecchi (1993), quienes hicieron una revisión del grupo *hufelandi*, la posible sinonimia entre estas dos especies continúa siendo un problema sin resolver.

Las diferencias y semejanzas entre las especies del grupo *hufelandi* encontradas en este trabajo están en las Tablas 5.3.70 y 5.3.75. *Macrobiotus hufelandi* se diferencia de *M. sandrae* y *M. terminalis* porque estas dos especies no presentan banda de dientes anterior (Tablas 5.3.70 y 5.3.75). Se distingue de *M. echinogenitus* y *M. persimilis* porque tiene las lúnulas del cuarto par de patas lisas y no dentadas (Tabla 5.3.70). Se diferencia de *M. pallarii* por el aspecto particular de la lúnula que presenta esta especie, porque las lúnulas no tienen distinto tamaño entre las patas en *M. pallarii* y por el tipo de estructuras de los huevos, ya que los de *M. pallarii* se parecen más a los que presentan las especies de *Macrobiotus* grupo *richtersi* (Tabla 5.3.70 y Figura 5.3.55). *Macrobiotus hufelandi* se diferencia de *M. recens*, *M. hyperboreus* y *M. macrocalix*, principalmente, por la morfología de los huevos (Tabla 5.3.70 y Figura 5.3.55).

6.- Distribución

Macrobiotus hufelandi se ha citado en Europa (la localidad tipo está en Alemania), Asia, el continente americano, África, Oceanía y la Antártida; se considera una especie cosmopolita (McInnes, 1994). Se ha encontrado en Andorra (Lewin Osorio, 1984), en España, en las comunidades autónomas de Aragón, Cantabria, Castilla La Mancha, Castilla León, Cataluña, Madrid, Islas Canarias y Navarra (Heinis, 1908; Rodríguez Roda, 1946 y 1949; Mihecic, 1954 y 1955; Lewin Osorio, 1984; McInnes, 1991), y en Portugal, en las regiones de Algarve, Alto y Bajo Alentejo, Beira Alta, Baja y Litoral, Duero Litoral, Estremadura, Miño, Ribatejo y Tras os Montes y Alto Duero (Da Cunha, 1941, 1943 y 1944 a y b; Fontoura, 1981 y 1982; Maucci y Durante Pasa, 1985). En Madrid apareció en San Lorenzo de El Escorial, la Casa de Campo, el Real Jardín Botánico, Villalba, El Pardo y el Puerto de Cotos (cerca del punto de muestreo 4.1 del presente estudio) (Mihelcic, 1954).

En la Figura 5.3.56 se especifica la distribución de la especie en la zona estudiada, que se restringe a un punto en el oeste de la Sierra.

Tabla 5.3.75: Diferencias y semejanzas entre las especies de *Macrobiotus* grupo *hufelandi* con la armadura bucal sin la banda de dientes anterior, que han aparecido en este trabajo (en negrita) y otras cercanas a ellas. 1 = información obtenida de Bertolani y Rebecchi, 1993; 2 = información obtenida de Bertolani, Guidi y Rebecchi, 1995; 3 = información obtenida de Maucci, 1988b; 4 = información obtenida de Biserov, 1990; 5 = información obtenida de Dastych, 1993; 6 = información obtenida de Dastych, 1980; 7 = información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983. *Armadura bucal formada por: 1 = cresta transversal; 2 = cresta transversal + banda de dientes posterior; GF = granulación fina; L = lisa; R = robusta; PR = fina, poco robusta. PI a PIII = los tres primeros pares de patas; PIV = cuarto par de patas; L = lisa; I = irregular; D = Dentado; ¿? = información no disponible; P = presente; A = ausente. ** = los dientes de las lúnulas son más puntiagudos que en el resto. *** = Tamaño relativo (TR) de las lúnulas de PI a PIII y las de PIV; P4*4 = lúnulas del PIV mucho mayores; P4 = lúnulas del PIV de mayor tamaño; Sim = lúnulas del PIV y PI a PIII del mismo tamaño. Forma macroplacoides: BC = bastoncillo corto; BL = bastoncillo largo. Forma de las estructuras de los huevos: H1 = estructuras huecos con forma de cáliz invertido; H2 = estructuras de los huevos con forma tronco-cónica; H3 = estructuras de los huevos con forma de conos lisos; H4 = estructuras de los huevos con dos formas: cónicos puntiagudos pequeños. Superficie del huevo: Po U = con poros distribuidos uniformemente; Po P = poros pequeños; L = Lisa; Re = reticulada; Re P = reticulada pequeña; Pto = con puntos. Po M = poros alrededor de la estructura de mayor tamaño que en la superficie; Por Ig = poros alrededor de la estructura de igual tamaño que en la superficie. *5 = Tamaño relativo del diámetro (D) de la base de las estructuras con forma de cáliz invertido y del disco terminal; b = base; dt = disco terminal. En negrita, las especies que aparecen en este trabajo.

	<i>M. sandrae</i> ¹	<i>M. terminalis</i> ¹	<i>M. serratus</i> ²	<i>M. patagonicus</i> ³	<i>M. diversus</i> ⁴	<i>M. drakensbergi</i> ⁵	<i>M. kuras</i> ⁶	<i>M. lissostomus</i> ⁷
Armadura bucal*	2PR	2R	2PR	2PR	IPR	IR	GF	L
Lúnulas PIV	1 Pe	D G	D ¿?*	L Pe	D ¿?	D G	D G	L Pe/A
Lúnulas PI a PIII	L Pe	1 Pe	L ¿?*	L Pe	L ¿?	D G	L Pe	L Pe/A
TR lúnulas PI-PIII vs PIV***	P4*4	P4	P4	Sim	Sim	Sim	P4	Sim
Forma macroplacoides	BC/BL	BL	BL/BC	BL	BC	BL	BL	BC
Estructuras huecos	H1	H1	H2	H1	H1	H3	H4	H2
Borde estructuras huecos	L	D	L	D	L	¿?	¿?	¿?
Cáscara huevo	Po U	Po U	Po	L	Pto	Po P	Re P	Re
Base estructuras huecos	Po Ig	Po M	Po	Pto	L	¿?	1-2 filas de poros	Cresta
Dbase vs Ddt*5	b>dt	b>dt	b>>dt	Similar	b>>>dt	¿?	¿?	b>>dt

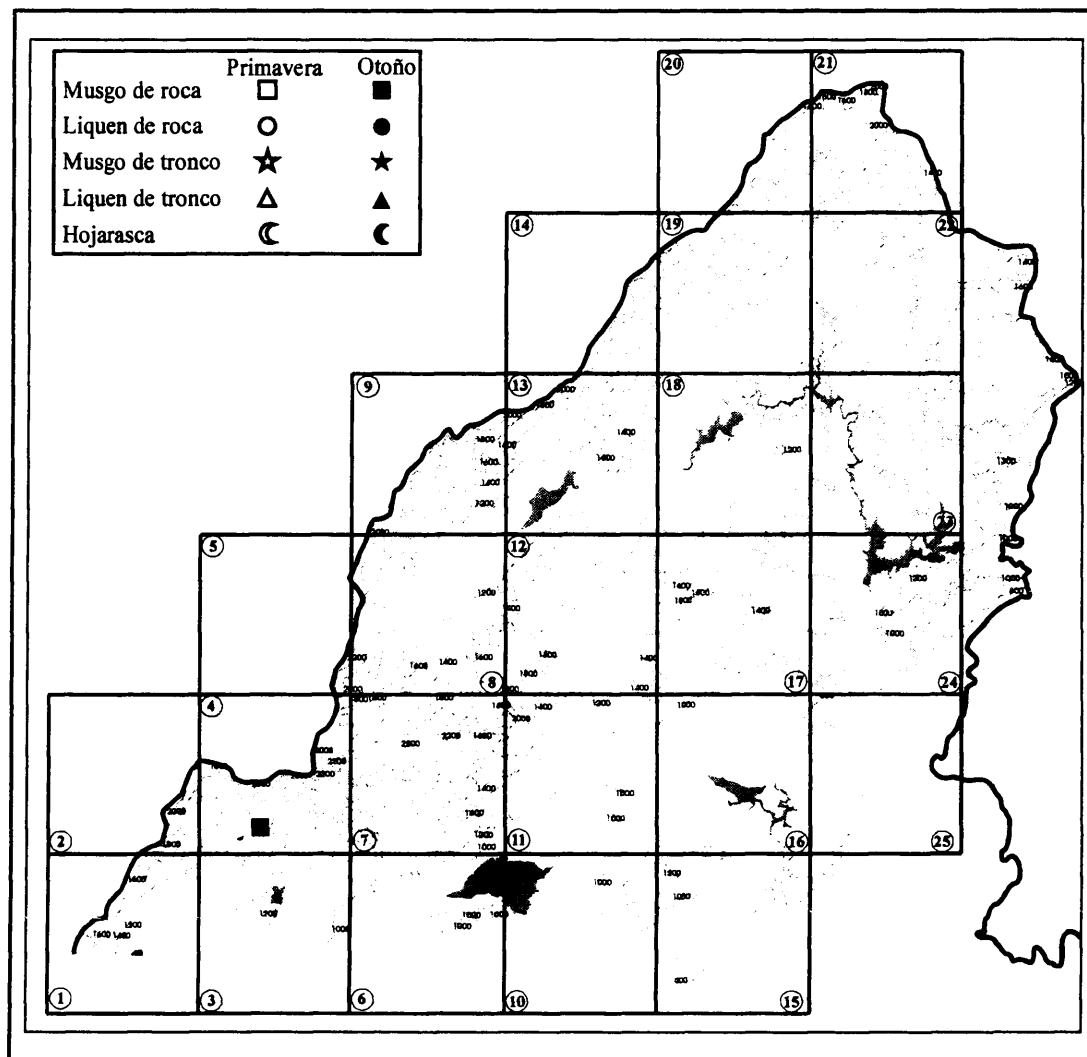


Figura 5.3.56: Distribución de *Macrobiotus hufelandi* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.28.- *Macrobiotus hyperboreus* Biserov, 1990a

1.- Descripción morfológica

Los ejemplares de esta especie tienen poros en la cutícula (Figura 5.3.57.A). Pueden ser incoloros o, a menudo, blancos y opacos.

No presentan manchas oculares en la región cefálica.

La boca está rodeada de lamelas. La armadura bucal está compuesta por dos bandas de dientes, una anterior y otra posterior, ambas formadas por cuatro filas de dientes, respectivamente, y un sistema de crestas transversales (tres crestas dorsales, más grandes, y tres ventrales, más pequeñas) (Figura 5.3.57.B). Los dientes de la banda de dientes anterior son más finos que los de la posterior que son robustos (Bertolani y Rebecchi,

1993). El bulbo faríngeo es ovalado y contiene apófisis, de grandes dimensiones, 2 macroplacoides, con forma de bastoncillo, y microplacoides. El primer macroplacoide es más largo que el segundo y suele presentar, sobre todo en individuos adultos, un estrechamiento.

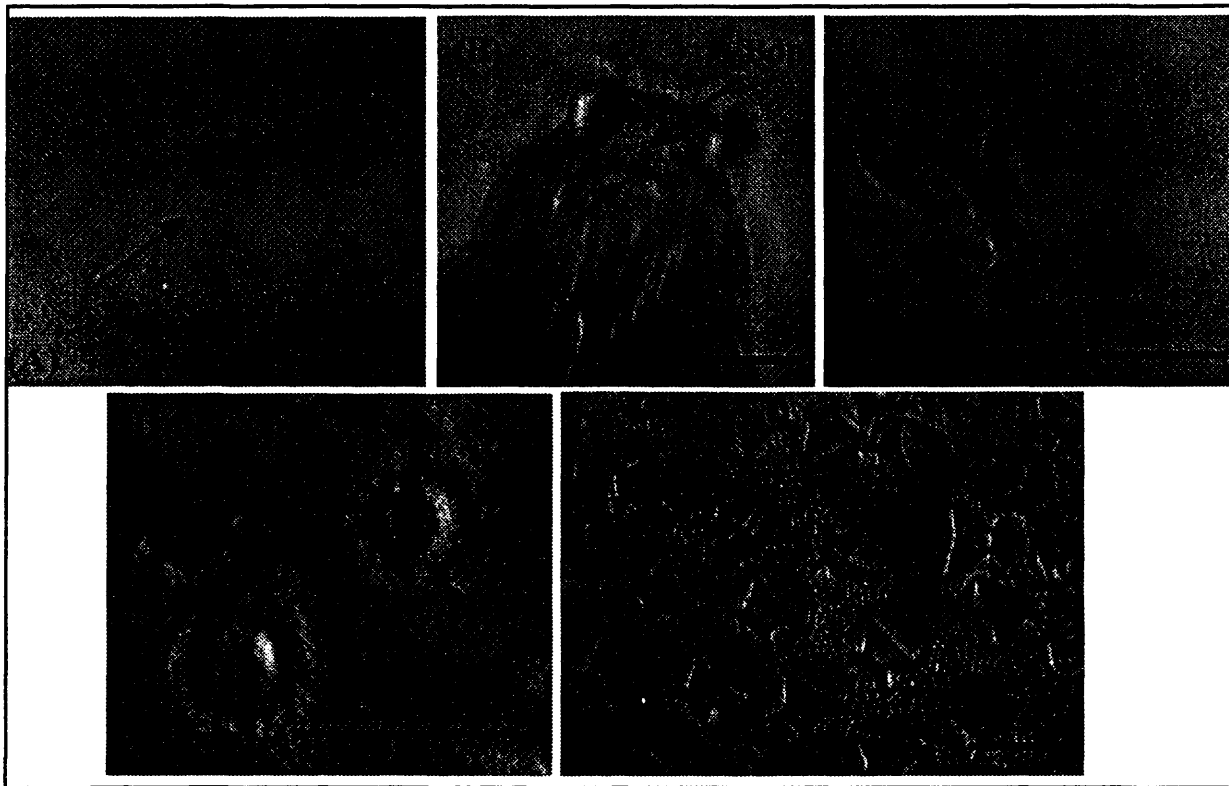


Figura 5.3.57: Imágenes de algunas estructuras de *Macrobiotus hyperboreus*. (A) Detalle de la cutícula, las flechas indican los poros; (B) armadura bucal; (C) diplouña del cuarto par de patas; (D) borde dentado de una estructura saliente con forma de cáliz invertido; y (E) aspecto de la superficie punteada del huevo. Bdp = banda de dientes posterior; Ct = cresta transversal; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; Lu = lúnulas. Barras = 0,01 mm.

Las diplouñas son de tipo *hufelandi* (Figura 5.3.57.C), es decir, la rama secundaria se inserta hacia la mitad de la longitud de la rama principal, creando entre ambas un tramo común. La diplouñas son relativamente pequeñas (Bertolani y Rebecchi, 1993). El margen de las lúnulas es liso en las todas las patas (Figura 5.3.57.C).

Los huevos se depositan libres, no dentro de la exuvia. La superficie de los huevos está cubierta por unas estructuras con forma de cáliz invertido, que terminan en un disco con márgenes dentados (como las ruedas de un reloj) (Figura 5.3.57.D) y cuyo diámetro es menor que el de la base de la estructura (Figuras 5.3.57.E y 5.3.55). La cáscara, entre las estructuras, presenta numerosos puntos distribuidos uniformemente, que también se encuentran en la base de las estructuras (Figura 5.3.57.E y 5.3.55).

2.- Material estudiado

Macrobiotus hyperboreus ha aparecido en 7 puntos de muestreo y en 13 muestras, con una hasta tres muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.76). En las 13 poblaciones estudiadas se han encontrado 126 individuos, siete de ellos hembras (ya que tenían huevos en formación en su interior) y catorce machos (que se han reconocido por tener espermatozoides repartidos por las gónadas) (Tabla 5.3.76). Las muestras fueron de HP, MRP, MTP, LRP y HO (Tabla 5.3.760). Las hembras han aparecido en hojarasca, tanto de otoño como de primavera, y en musgo de tronco de primavera (Tabla 5.3.76), mien-

Tabla 5.3.76: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Macrobiotus hyperboreus*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	24	1	3		4						24
4.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	4		1		1						4
4.2	MR											0
	LR	2										2
	MT	2	1									2
	LT											0
	H					2						0
11.1	MR											0
	LR											0
	MT	7										7
	LT											0
	H	13	3	2		2	49	1	5		15	62
11.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						2		1			2
13.2	MR					1						0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	15		1		2	6	1	1		2	21
20.2	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT											
	H						2					2
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
7	13	67					59					126

tras que los machos se han encontrado siempre en hojarasca, de primavera y de otoño (Tabla 5.3.76).

Se han hallado, además, 29 huevos asignables a esta especie (Tabla 5.3.76), repartidos en muestras de HP, HO y MRP. Hubo dos muestras en las que sólo se han encontrado huevos, y no individuos adultos de esta especie (Tabla 5.3.76).

3.- Variabilidad poblacional

En casi todas las poblaciones estudiadas de esta especie hubo ejemplares en los que se pudo observar la armadura bucal completa, tal y como se ha definido en la descripción. Sólo en dos poblaciones se encontraron individuos en los que no se ha podido distinguir la armadura bucal completa; en esos casos, siempre faltaba la banda de dientes anterior. Probablemente se deba a una posición inadecuada de los ejemplares para su observación. En algunos individuos, de seis de las poblaciones estudiadas, se han distinguido lúnulas con dientes pequeños o márgenes irregulares en el cuarto par de patas.

El 67% de los ejemplares estudiados de la Sierra no tenían manchas oculares, el 3% sí las presentaban (contrariamente a la descripción de la especie), y en un 30% no se ha podido determinar su presencia o ausencia.

Los individuos estudiados de *Macrobiotus hyperboreous* en la Sierra exhibieron una longitud total media de 727 μm , con una desviación estándar de 234 μm , un límite inferior de 363 μm y uno superior de 1.507 μm . Las hembras midieron entre 572 y 1.397 μm , mientras que el intervalo de los machos estuvo entre 429 y 1.429 μm .

4.- Autoecología

Esta especie apareció en altitudes y velocidades medias del viento intermedias, baja luminosidad y cerca del suelo, comparado con los valores totales encontrados en el conjunto del estudio (Tabla 5.3.77). Los intervalos de temperatura y peso seco de las muestras fueron de la misma amplitud que los de la totalidad del estudio (Tabla 5.3.77).

Principalmente se ha encontrado en pinares de *Pinus sylvestris* y de *Pinus nigra*, y en las acículas de este tipo de bosques (Tabla 5.3.77).

En las muestras estaba siempre con *Hypsibius dujardini*, y en algo más de la mitad de ellas, con *Macrobiotus harmsworthi*, *Hypsibius convergens* y *Diphascon* (*Diphascon*) *pingue*. Cohabitaba en la biocenosis con ácaros, nematodos, rotíferos y colémbolos.

Tabla 5.3.77: Valores de las variables ambientales en las muestras donde se ha encontrado *Macrobotus hyperboreus*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.1	1100	<i>Pinus nigra</i>	HP	20	3,3	126	0	3,50	P	<i>Pinus nigra</i>
4.1	1720	<i>Pinus nigra</i>	HP	20	0	31	0	0,68	P	<i>Pinus nigra</i>
4.2	1500	<i>Pinus sylvestris</i>	LRP	20	0	74	45	0,69	O	<i>Lasallia hispanica</i>
			MTP	20	0	45	48	0,32	NE	<i>Hypnum cupressiforme</i>
			H	20	2,1	90	0	0,44	P	<i>Pinus sylvestris</i>
11.1	1260	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	15	1,5	95	0	2,75	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			MTP	15	0	11	0,5	0,23	N	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>
			HO	16	0	16	0	2,03	P	<i>Pinus sylvestris</i>
11.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	18	0	200	0	0,94	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
13.2	1520	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	15	0	31	0	1,74	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			MRP	15	0	21	16	0,53	SO	<i>Hypnum cupressiforme</i>
			HO	21	0,7	20	0	1,34	P	<i>Pinus sylvestris</i>
20.2	1240	<i>Retama sphaerocarpa</i>	HO	15	0	13	0	0,37	P	<i>Retama sphaerocarpa</i>

5.- Discusión

Macrobotus hyperboreus pertenece al grupo de especies del grupo *hufelandi* que tienen una armadura bucal, compuesta por dos bandas de dientes, una anterior y otra posterior, y un sistema de crestas transversales (Tabla 5.3.70), evidente pero no robusta [término creado por Bertolani y Rebecchi (1993) para definir la armadura bucal de *Macrobotus hufelandi*]. Como ya se ha explicado, extensamente, en el apartado de Discusión de la especie *Macrobotus hufelandi*, pueden plantearse grandes problemas para distinguir entre algunas de las especies del grupo *hufelandi*. Los principales están relacionados con los caracteres utilizados para su distinción (tipo de márgenes de las lúnulas, tamaño relativo de las lúnulas del cuarto par de patas respecto a las de las otras patas, y otros caracteres; Tabla 5.3.70) y se centran en dos puntos: (1) muchas veces la variabilidad de estos caracteres dentro de una especie solapa con la de otras especies del grupo, y (2) a menudo los ejemplares no tienen una posición adecuada en la preparación para la observación de estas características (todas o algunas), lo que dificulta su identificación. La especie *Macrobotus hyperboreus* queda definida como una especie del grupo *hufelandi* que tiene la armadura bucal completa y visible, aunque no robusta, las lúnulas grandes y con márgenes lisos (Tabla 5.3.70).

La morfología del huevo sí permite establecer claras diferencias con el resto de especies que tienen huevos con estructuras con forma de cáliz invertido (*M. hufelandi*, *M. macrocalix*, *M. terminalis*, *M. sandrae*, *M. hibiscus*, *M. sapins*, *M. biserovi*, *M. per-similis*, *M. joanae*, *M. santori*, *M. patagonicus* y *M. diversus*), ya que los puntos sobre la superficie del huevo y en la base de las estructuras la diferencian de todas esas espe-

cies excepto de *M. biserovi* (Tabla 5.3.70), de la que se distingue por el borde dentado (como las ruedas de un reloj) y no liso del disco terminal de las estructuras de los huevos.

Las diferencias y similitudes de *Macrobiotus hyperboreus* con las otras especies del grupo *hufelandi* que han aparecido en este trabajo están en las Tablas 5.3.70 y 5.3.75. Ni *M. terminalis* ni *M. sandrae* presentan banda de dientes anterior en la armadura bucal a diferencia de *Macrobiotus hyperboreus* (Tabla 5.3.75). *M. pallarii* y *Macrobiotus hyperboreus* se distinguen entre sí porque *M. pallarii* presenta un tipo de lúnulas en las diplouñas mucho más grande y ancha y los poros de la cutícula son más pequeños (Tabla 5.3.70). Respecto a *M. persimilis*, *M. terminalis* y *M. sandrae* presentan márgenes de las lúnulas dentadas en el cuarto par de patas, mientras que *Macrobiotus hyperboreus* las tiene lisas, o, alguna vez, irregulares (Tabla 5.3.70). *M. echinogenitus* se diferencia de *Macrobiotus hyperboreus* porque tiene la cutícula lisa y los dientes de las lúnulas del cuarto par de patas más grandes (Tabla 5.3.70).

La morfología de los adultos de *Macrobiotus hyperboreus*, *M. hufelandi*, *M. macrocalix* y *M. recens* son prácticamente iguales (Tabla 5.3.70), pero la de los huevos los diferencian claramente (Figura 5.3.55). En concreto los huevos de *M. recens* se distinguen de los de *Macrobiotus hyperboreus* porque las estructuras no tienen forma de cáliz invertido, sino de cono delgado. *Macrobiotus hyperboreus*, *M. hufelandi* y *M. macrocalix* tienen las estructuras de los huevos con forma de cáliz invertido, pero *Macrobiotus hyperboreus* se distingue de las otras dos porque la cáscara del huevo no presenta poros sino puntos (Tabla 5.3.70 y Figura 5.3.55).

6.- Distribución

Macrobiotus hyperboreus se ha citado en Eurasia, la localidad tipo está en Nar'yan Mar, en Rusia. Es la primera vez que se encuentra en la Península Ibérica, Islas Baleares, Islas Canarias e Islas Chafarinas.

En la Figura 5.3.58 se detalla la distribución de la especie en la zona estudiada, que se extiende por la región occidental de la Sierra, en una diagonal nordeste-suroeste.

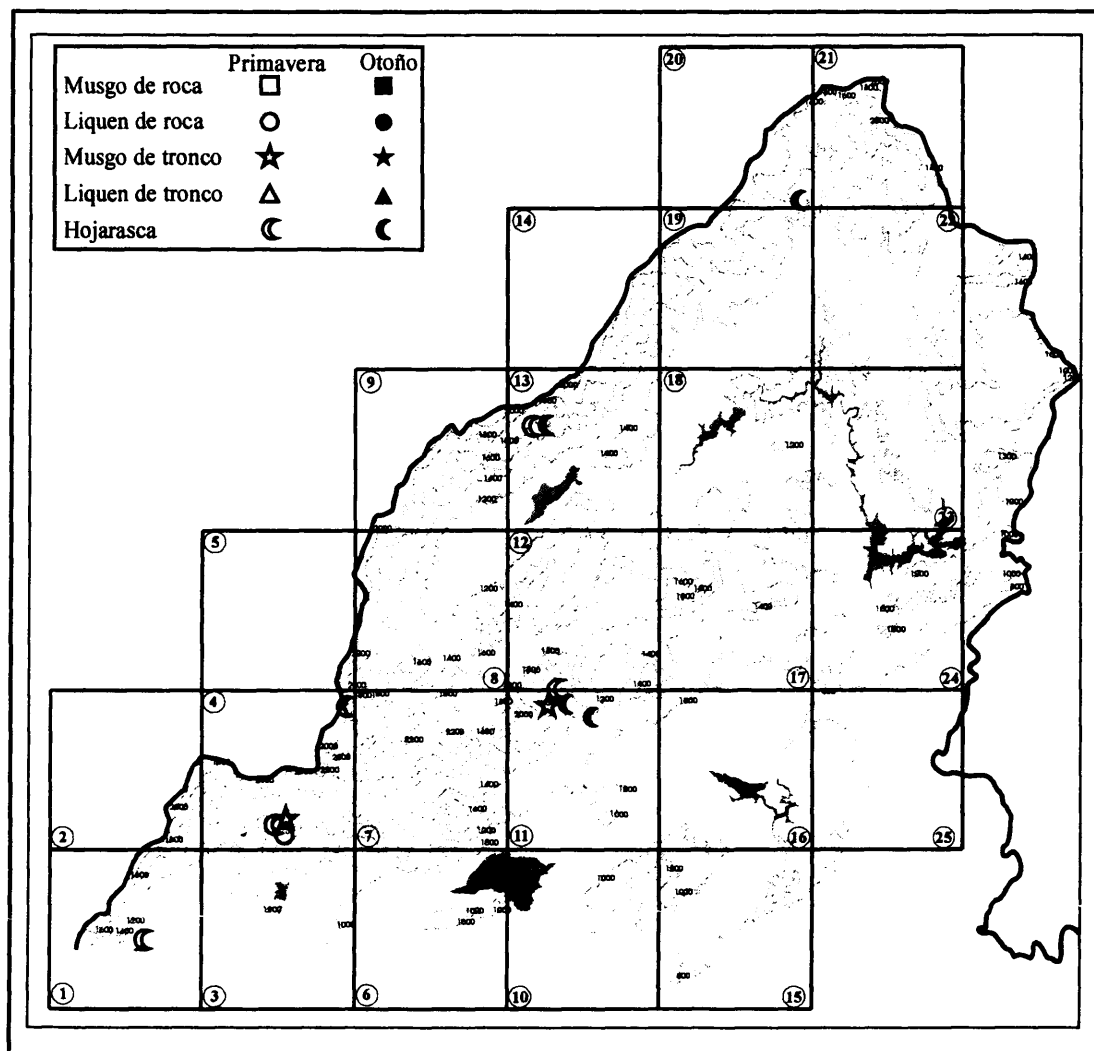


Figura 5.3.58: Distribución de *Macrobiotus hyperboreus* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.29.- *Macrobiotus hystricogenitus* Maucci, 1979

1.- Descripción morfológica

La cutícula de los individuos de esta especie es lisa, sin poros. En la región ventral del cuerpo puede haber una zona con puntos finos, redondos o elípticos, dispuestos con una cierta regularidad en filas transversales. Tienen las patas macizas y cortas. Son de color blanco y opacos.

Las manchas oculares no suelen estar presentes.

La apertura bucal está rodeada de lamelas que son muy pequeñas. La armadura bucal está constituida por un sistema de crestas transversales, muy finas. El tubo bucal es estrecho (Ramazzotti y Maucci, 1983). Los estiletes están curvados, son divergentes

y tienen la furca grande. El soporte de los estiletes es largo y directo. El bulbo faríngeo es esférico, y contiene apófisis robustas y triangulares, 2 macroplacoides, con forma de bastoncillos, y los microplacoides (Figura 5.3.59.A). El primer macroplacoide es dos veces más largo que el segundo y presenta un estrechamiento en la zona media que está muy marcado (Figura 5.3.59.A). Los microplacoides son delgados y largos (Figura 5.3.59.A).

Las diplouñas son grandes y finas (Figura 5.3.59.B). El tramo común es muy largo. Las ramas principales de las diplouñas están muy curvadas y presentan puntas accesorias que son robustas. Las ramas secundarias son cortas y se unen a la rama principal formando un ángulo recto (Figuras 5.3.59.B y 5.3.59.C). Las lúnulas son muy grandes y marcadas, tienen los márgenes lisos en los tres primeros pares de patas y presentan grandes dientes en el cuarto par de patas (Figuras 5.3.59.B y 5.3.59.C).

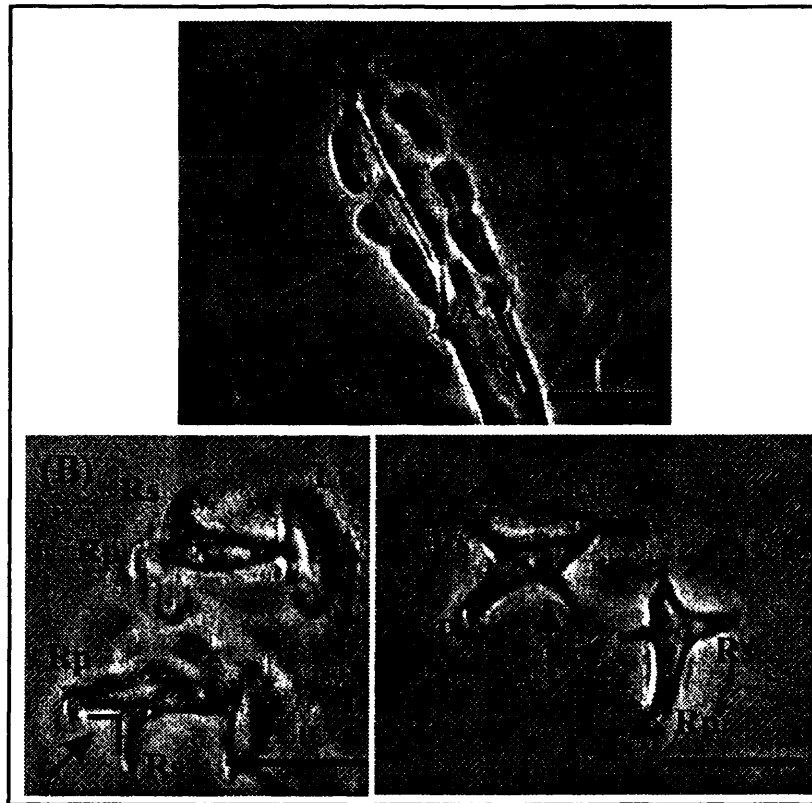


Figura 5.3.59: Imágenes de algunas estructuras de *Macrobiotus hystricogenitus*. (A) Contenido del bulbo faríngeo, la flecha indica el estrechamiento del primer macroplacoide; (B) diplouñas del cuarto par de patas, la flecha indica el ángulo recto que se forma entre la rama principal y la secundaria; y (C) diplouñas del segundo par de patas. A = apófisis; M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; m = microplacoides; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; Lu = lúnulas. Barras = 0,01 mm.

Los huevos son esféricos y los ponen libres, no dentro de la exuvia. Tienen numerosas estructuras salientes en la superficie con forma cónica que termina en filamentos blandos. La base de cada saliente está envuelta en una cápsula mucilaginosa hemisférica. Los salientes tienen en la superficie estructuras alveolares con tabiques transversales. La superficie del huevo, entre los salientes, probablemente está recubierta de un estrato mucilaginoso (Ramazzotti y Maucci, 1983).

2.- Material estudiado

Esta especie se ha encontrado en un punto de muestreo y en dos muestras, en las que se han contabilizado 13 individuos, que no se han podido sexar (Tabla 5.3.78). Ambas muestras son de hojarasca, una de primavera y otra de otoño (Tabla 5.3.78). No se han encontrado huevos de esta especie.

Tabla 5.3.78: Número de individuos por muestra donde se ha encontrado *Macrobiotus hystrocogenitus*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
15.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	7					6					13
N° Puntos Total		N° muestras estudiadas		N° ejemplares Primavera			N° ejemplares Otoño			Total		
1		2		7			6			13		

3.- Variabilidad poblacional

Los ejemplares de las dos poblaciones encontradas de esta especie en la Sierra tenían una armadura bucal fina, poco visible, y las lúnulas del cuarto par de patas dentadas. Los individuos de la población de primavera tenían una punta extra a la altura de la conexión entre la rama principal y la rama secundaria (Figura 5.3.59.C). La aparición de estas puntas no parecía tener ninguna pauta, ya que sólo estaba en algunas patas y no siempre en las mismas en los distintos individuos analizados.

Nueve de los ejemplares estudiados presentaban manchas oculares, y cuatro no las tenían.

La longitud total media de los individuos encontrados en la Sierra fue 886 μm , con una desviación estándar de 211 μm , un límite inferior de 550 μm y uno superior de 1.210

µm. Los ejemplares que estudiaron Ramazzotti y Maucci (1983) tenían una longitud máxima de 640 µm, la mitad del límite superior en la Sierra y por debajo, incluso, de la media en la Sierra.

4.- Autoecología

La especie se ha encontrado a baja altitud, con poca luminosidad y en muestras donde la velocidad media del viento era baja, cerca del suelo, y a elevadas temperaturas, si se comparan con los valores obtenidos en la totalidad del estudio (Tabla 5.3.79).

Ha aparecido en un punto de muestreo con matorral xerófilo y siempre en la hojarasca de retamas (Tabla 5.3.79).

En las muestras estaba siempre con *Hypsibius convergens*; en primavera apareció además con *Milnesium tardigradum* y en otoño con *Diphascon (Diphascon) granifer*. Cohabitaba en la biocemosis con ácaros, nematodos, rotíferos, colémbolos y larvas de quironómido.

Tabla 5.3.79: Valores de las variables ambientales en las muestras donde ha aparecido *Macrobiotus hystricogenitus*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
15.2	840	Matorral xerófilo	HP	18	1,9	131	0	1,02	P	<i>Retama sphaerocarpa</i>
			HO	29	0	470	0	0,81	P	<i>Retama sphaerocarpa</i>

5.- Discusión

La especie *Macrobiotus hystricogenitus* pertenece al grupo de especies del género *Macrobiotus* creado por Maucci (1987), denominado grupo *tenuis*, que está caracterizado por tener diplouñas de tipo *Macrobiotus* con un ángulo recto entre la rama principal y la rama secundaria. *Macrobiotus hystricogenitus* se distingue, de las otras especies de este grupo, por tener dos macroplacoides y los microplacoides grandes. En la Tabla 5.3.80 se detallan las diferencias y semejanzas entre las especies de *Macrobiotus* grupo *tenuis* y otras del género *Macrobiotus* que se asemejan. *Macrobiotus hystricogenitus* se parece a *M. persimilis*, *M. echinogenitus*, *M. bondavallii* y *M. armatus* de las que se distingue por tener las diplouñas con un ángulo recto entre la rama principal y la secundaria (Tabla 5.3.80). Las especies *M. willardi* y *Macrobiotus n sp.* (nueva especie para la ciencia descubierta en este trabajo), también pertenecientes al grupo *tenuis*, se diferen-

Tabla 5.3.80: Diferencias y semejanzas entre las especies de *Macrobiotus* grupo *tenuis* que han aparecido en este trabajo (en negrita) y otras cercanas a ellas. 1 = información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983; 2 = información obtenida de Maucci, 1987; 3 = información obtenida de Maucci, 1988 c; 4 = información obtenida de Maucci, 1982; 5 = información obtenida de Manicardi, 1989; 6 = información obtenida de Binda y Pilato, 1996. + = especies pertenecientes al grupo *tenuis*. Rp = rama principal de la diploúta; Rs = rama secundaria de la diploúta. P = presente; A = ausente. * = el primer y el segundo macroplacoide están muy juntos, en contacto. Pl a PIII = los tres primeros pares de patas; PIV = cuarto par de patas; G = grande; In = intermedio; Pe = pequeño; L = liso; I = irregular; D = dentado; ** = dientes de las lúnulas muy pequeños. *** Armadura bucal formada por: 1 = cresta transversal, 2 = cresta transversal + banda de dientes posterior, 3 = cresta transversal + banda de dientes posterior + banda de dientes anterior, PE = poco evidente; E = evidente. BL = bastoncillo largo; BC = bastoncillo corto; Gr = gránulo. *4 = Tamaño relativo (TR) de los macroplacoides, M1, primer macroplacoide, M2, segundo macroplacoide; TR1 = M1=2M2; TR2 = M2<M3<M1; TR3 = M1=M2; TR4 = M1>M2. Forma de las estructuras de los huevos: H0 = huevo no conocido en esta especie; H1 = de filamentos cortos y gruesos; H2 = de cono flexible y el ápice alargado; H3 = tronco-cónica; H4 = tronco-cónica con el ápice achatado; H5 = de conos irregulares que terminan en un filamento; H6 = de conos anchos; H7 = cónico-bulbosa; H8 = de cáliz invertido; H9 = cónicos con el ápice alargado. Superficie de las estructuras: Li = líneas; Re = Reticulada; L = lisa. Superficie del huevo: Mu = sustancia mucilaginosa; Po = con poros; Po PP = con poros pequeños; Gra = granulado; Rec = con rectángulos.

	<i>Macrobiotus</i> n sp. +	<i>M. willardi</i> ¹ +	<i>M. hystericogenitus</i> ¹ +	<i>M. tenuis</i> ¹ +	<i>M. arekamensis</i> ¹ +	<i>M. higginsi</i> ² +	<i>M. mongolicus</i> ³ +	<i>M. hyperonyx</i> ⁴ +	<i>M. echinogenitus</i> ¹ +	<i>M. persimilis</i> ¹ +	<i>M. bondavalli</i> ⁵ +	<i>M. armatus</i> ⁶ +
Ángulo entre Rp y Rs	P	P	P	P	P	P	P	P	A	A	A	A
Número macroplacoides	3*	3*	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3
Microplacoide	In	Pe	G	In	In	Pe	Pe	A	In	In	Pe	G
Lúnulas Pl a PIII	L G	L G	L G	L G	L ?	L G	L G	L G	D G	L G	L G	L P
Lúnulas PIV	D G**	D G	D G	D G	D ?	D G	I G	I/D G	D G	D G	D G	I P
Armadura bucal***	1 PE	2 E	1 PE	1 PE	?	?	1 PE	2 PE	3 E	1 PE	2 PE	3
Forma macroplacoides	BC	BC	BL	BC	BC	BL	BL	BC	BL	BC	BL	BC/Gr
TR M1, M2, M3*4	TR2	TR2	TR1	TR1	TR1	TR1	TR1	TR1	TR3	TR3	TR4	TR2
Engrosamiento cuticular en Pl a PIII	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	P
Puntas accesorias	P	P	P	P	A	P	P	P	P	P	P	P
Tercera punta en base Rs en Pl a PIII	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	P
Tipo de estructuras en los huevos	H2	H2	H1	H3	H0	H4	H5	H6	H7	H8	H9	H0
Superficie de las estructuras	Re	Re	Li	Re	H0	Re	L	L	L	L	Re	H0
Superficie del huevo	?	Gra	Mu	Gra	H0	Mu	Mu	Po, PD	L	L	Po, L, Rec	Li

cian claramente de *Macrobiotus hystricogenitus*, porque tienen tres macroplacoides, con el primer y segundo macroplacoide en contacto (Tabla 5.3.80). La principal diferencia entre *Macrobiotus hystricogenitus* y las especies del grupo *tenuis* con dos macroplacoides (*M. tenuis*, *M. ariekammensis*, *M. higginsi*, *M. mongolicus* y *M. hyperonyx*) es que los microplacoides de *Macrobiotus hystricogenitus* son de mayor tamaño (Tabla 5.3.80). Todas estas especies se pueden diferenciar fácilmente por la morfología de los huevos, ya que la forma de las estructuras de cada uno de ellos es distinta (Tabla 5.3.80).

La especie más parecida a *Macrobiotus hystricogenitus* es *M. tenuis*. Las diferencias entre ambas especies son a menudo difíciles de apreciar y hay veces que es difícil determinar los límites de la variabilidad de ciertos caracteres entre ambas especies. Los caracteres que las diferencian son: microplacoides de gran tamaño en *Macrobiotus hystricogenitus*, que, aunque presentes, no son muy grandes en *M. tenuis*; cutícula lisa de *Macrobiotus hystricogenitus*, mientras que tiene poros en *M. tenuis* (aunque hay poblaciones de *M. tenuis* que presentan ejemplares con cutícula lisa; Ramazzotti y Maucci, 1983) y unas puntas accesorias, más son robustas en *M. tenuis* que en *Macrobiotus hystricogenitus*.

6.- Distribución

Macrobiotus hystricogenitus ha aparecido en Europa (la localidad tipo está en Grecia) y Asia. Es la primera vez que cita en la Península Ibérica, Islas Baleares, Islas Canarias e Islas Chafarinas.

La distribución de la especie en la zona estudiada se presenta en la Figura 5.3.60, ésta se restringe a un punto en el sudeste de la Sierra.

5.3.3.30.- *Macrobiotus macrocalix* Bertolani y Rebecchi, 1993

1.- Descripción morfológica

La cutícula de los ejemplares de esta especie tiene poros que son pequeños (Figura 5.3.61.A), presentan un diámetro máximo de 2,3 μm (Bertolani y Rebecchi, 1993), y son ovales.

Presentan manchas oculares en la región cefálica.

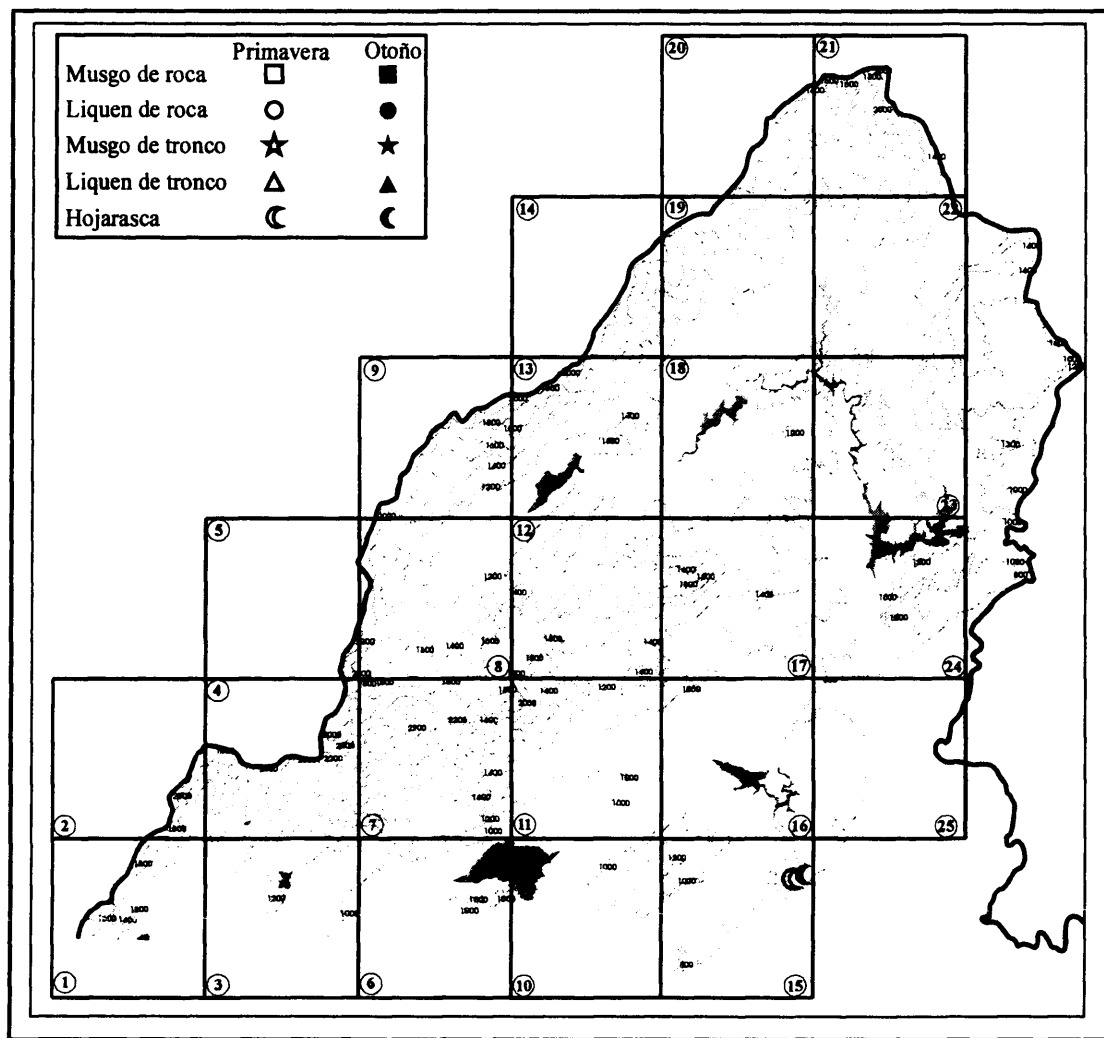


Figura 5.3.60: Distribución de *Macrobiotus hystricogenitus* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

La armadura bucal está compuesta por dos bandas de dientes, anterior y posterior, bien definidas, y el sistema de crestas transversales. La banda de dientes anterior está formada por varias filas de dientes pequeños, mientras que la banda de dientes posterior tiene varias filas de dientes largos. Las tres crestas transversales se ven claramente; las dorsales son más grandes y la cresta ventral situada en medio es redonda y a veces se divide en dos. El tubo bucal es largo, en el holotipo mide el 9,8% de la longitud total, y el diámetro interno supone, también en el holotipo, el 1,5% de la longitud total del cuerpo (Bertolani y Rebecchi, 1993). El bulbo faríngeo contiene las apófisis, 2 macroplacoides con forma de bastoncillo y los microplacoides (Figura 5.3.61.B). El primer macroplacode es más largo que el segundo y presenta un estrechamiento muy marcado (Figura 5.3.61.B).

Las diplouñas son de tipo *hufelandi* (Figura 5.3.61.C y 5.3.61.D), es decir, la rama secundaria se inserta a una cierta altura de la rama principal dando lugar a un tramo común. Las ramas principales de todas las uñas tienen puntas accesorias que son evidentes (Figura 5.3.61.C y Figura 5.3.61.D). Las lúnulas de todas las patas son lisas y más grandes en el cuarto par de patas (Figura 5.3.61.D).

Los huevos presentan estructuras salientes en su superficie con forma de cáliz invertido (Figura 5.3.61.E). Estas estructuras son de gran tamaño, miden entre 7,7 y 12,0 μm (Bertolani y Rebecchi, 1993). El diámetro de la base de las estructuras y el del disco terminal de cada

estructura son, prácticamente, de igual tamaño. El disco terminal tiene el borde liso (Figura 5.3.61.E). El anillo de poros que rodea cada estructura presenta mayor densidad y tamaño que los poros que cubren la cáscara del huevo entre los procesos.

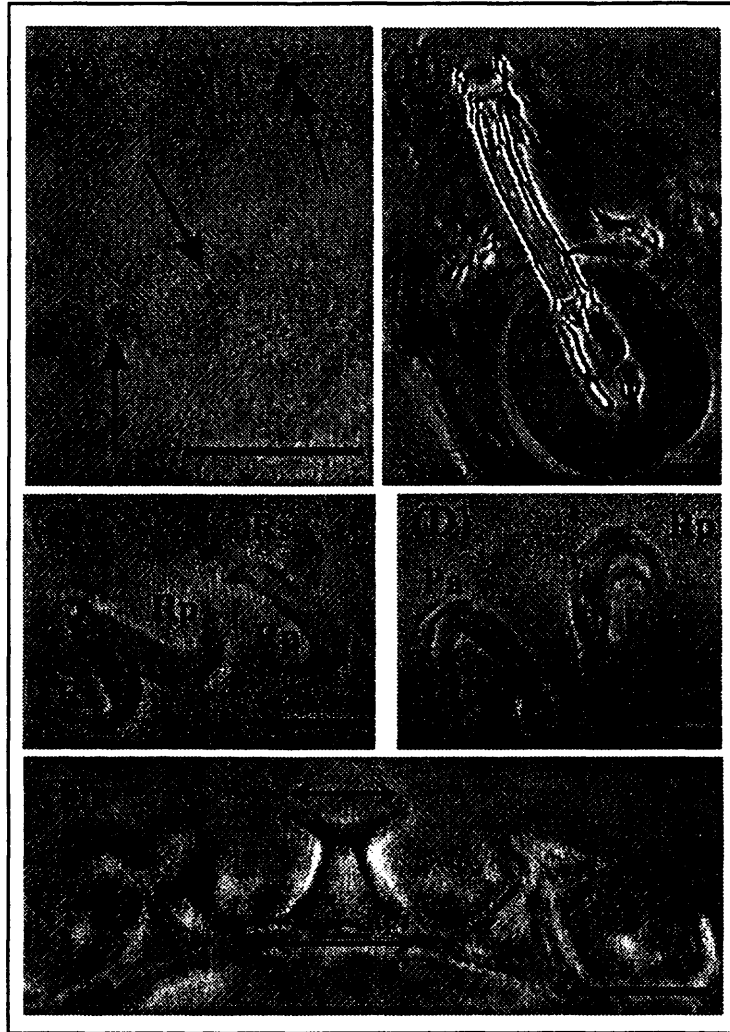


Figura 5.3.61: Imágenes de algunas estructuras de *Macrobiotus macrocalix*. (A) Detalle de los poros de la cutícula (se indican con flechas); (B) contenido del bulbo faríngeo, la flecha indica el estrechamiento del primer macroplacoide; (C) diplouñas del segundo par de patas; (D) diplouñas del cuarto par de patas; y (E) detalle de una estructura saliente de un huevo. M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; m = microplacoides; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; Lu = lúnulas. Barras = 0,01 mm.

2.- Material estudiado

Macrobiotus macrocalix ha aparecido en 8 puntos de muestreo y en 8 muestras

(Tabla 5.3.81). En las 8 poblaciones se han contabilizado 115 individuos, de los que se han podido sexar 10 machos (con espermatozoides en las gónadas), todos ellos de MRP (Tabla 5.3.81). Las muestras son de musgo de roca, de primavera y de otoño, aunque las que contienen mayor número de individuos son de primavera (Tabla 5.3.81). Se han encontrado 106 huevos en siete de las poblaciones, tanto en muestras de primavera como de otoño (Tabla 5.3.81).

Tabla 5.3.81: Número de individuos por muestra donde se ha encontrado *Macrobiotus macrocalix*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
2.2	MR	6				3						6
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
3.2	MR						1				1	1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
11.1	MR	10				6						10
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
11.2	MR	52		5		5						52
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
12.1	MR	16		2		11						16
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
13.2	MR	4				11						4
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
17.1	MR	25		3		20						25
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H											0
23.1	MR	1										1
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H											0
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
8	8	114					1					115

3.- Variabilidad poblacional

Los márgenes de las lúnulas del cuarto par de patas de los ejemplares estudiados de *Macrobotus macrocalix* fueron lisos o irregulares, apareciendo mezclados en las poblaciones. La armadura bucal ha aparecido completa en individuos de cinco de las poblaciones de la Sierra, aunque siempre había individuos a los que no se les veía alguna de las bandas de dientes. El sistema de crestas transversales estaba presente en todos los ejemplares.

El 40% de los animales estudiados presentaba manchas oculares y en un 60% no se ha podido determinar su presencia o su ausencia, ya que son ejemplares que han quedado en una posición que no es adecuada para observarlas.

Los individuos estudiados de la Sierra tenían una longitud total media de 568 μm , con una desviación estándar de 165 μm , un valor mínimo de 242 μm y uno máximo de 1.012 μm . Los ejemplares que estudiaron Bertolani y Rebecchi (1993) presentaban un intervalo de longitud total entre 300 y 669 μm . El intervalo encontrado en la Sierra tiene una amplitud casi dos veces mayor que el hallado por Bertolani y Rebecchi.

4.- Autoecología

Macrobotus macrocalix apareció en altitudes medias y altas, a altas temperaturas y a bastante altura por encima del suelo y, sin embargo, en muestras con baja luminosidad y con poco peso seco, todo ello, si lo comparamos con los valores totales encontrados en el conjunto del estudio (Tabla 5.3.82).

Se ha encontrado, principalmente, en musgos de los géneros *Grimmia* y *Hedwigia* (Tabla 5.3.82).

Tabla 5.3.82: Valores de las variables ambientales en las muestras donde ha aparecido *Macrobotus macrocalix*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
2.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	22	0	58	55	0,52	N	<i>Racomitrium heterostichum</i>
3.2	1180	Matorral xerófilo	MRO	19	0	60	27	0,68	O	<i>Grimmia trichophylla</i>
11.1	1260	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	16	1,9	15	20	0,16	S	<i>Orthotrichum lyelli</i>
11.2	960	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	27	1,5	536	80	1,95	N	<i>Grimmia laevigata</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	19	0	18	51	0,42	P	<i>Hedwigia stellata</i>
13.2	1520	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	15	0	21	16	0,54	SO	<i>Hypnum cupressiforme</i>
17.1	1120	Afloramiento rocoso	MRP	20	0	286	30	0,65	P	<i>Grimmia laevigata</i>
23.1	920	<i>Pinus pinea</i>	MRP	17	0	73	2	0,51	P	<i>Hedwigia ciliata</i>

Casi siempre apareció con especies del grupo *Echiniscus blumi-canadensis*, principalmente con *Echiniscus trisetosus*, aunque también con *Echiniscus canadensis* y *Echiniscus mediantus*. También apareció, en la mitad de las muestras, con *Ramazzottius oberhaeuseri*. La biocenosis la compartía, siempre, con ácaros, nematodos y rotíferos, y en la mitad de las muestras con colémbolos.

5.- Discusión

Macrobiotus macrocalix pertenece al conjunto de especies del grupo *hufelandi* que tienen una armadura bucal completa y robusta (Tabla 5.3.70). Como ya se ha comentado en otras especies de este mismo grupo, existen problemas taxonómicos a la hora de diferenciar estas especies entre sí. Por un lado, las diferencias se basan en caracteres difíciles de observar en muchos de los ejemplares, bien por el tamaño o localización de las estructuras, bien porque a menudo los animales quedan en posiciones poco adecuadas para su observación, y, por otro lado, esos mismos caracteres presentan intervalos de variabilidad, dentro de cada especie, que solapan con los intervalos de otros taxones similares. Otras especies que tienen armadura bucal robusta, como *Macrobiotus macrocalix*, son *M. echinogenitus*, *M. hufelandi*, *M. persimilis*, *M. recens*, *M. joanneae* y *M. andinus* (Tabla 5.3.70). *M. andinus* presenta un anillo continuo de dientes en la banda de dientes posterior, que el resto de las especies no tiene (Tabla 5.3.70). *M. echinogenitus*, *M. persimilis* y *M. joanneae* se diferencian de *Macrobiotus macrocalix* por tener las lúnulas dentadas (Tabla 5.3.70). Se distingue de *M. hufelandi* por tener una armadura bucal más robusta, un tubo bucal más largo y un tamaño del cuerpo mayor (Bertolani y Rebecchi, 1993). Las diferencias entre *M. macrocalix* y *M. recens* se centran en el tamaño de las lúnulas del cuarto par de patas, muy grandes en *M. recens* y en la morfología de los huevos (Tabla 5.3.70).

Los huevos de *Macrobiotus macrocalix* presentan una morfología única, que la diferencia de otras especies del grupo, incluida *M. hufelandi*. El conjunto de caracteres que caracterizan los huevos de *Macrobiotus macrocalix*, a saber, el gran tamaño de las estructuras con forma de cáliz invertido, el borde liso del disco terminal de las estructuras y la cáscara del huevo cubierta con poros, que son de mayor tamaño en la base de las estructuras, los diferencian de los huevos de las otras especies que tienen estructuras con forma de cáliz invertido (Tabla 5.3.70 y 5.3.75 y Figura 5.3.55): *M. hufelandi*, *M. hibiscus*, *M. hyperboreus*, *M. sapiens*, *M. biserovi*, *M. persimilis*, *M. joanneae*, *M. andinus*, *M. sandrae*, *M. terminalis*, *M. patagonicus* y *M. diversus*.

6.- Distribución

Macrobiotus macrocalix sólo se había encontrado en la localidad tipo, en Parvullo, Italia. Es, por tanto, la primera vez que aparece en la Península Ibérica, Islas Baleares, Islas Canarias e Islas Chafarinas.

En la Figura 5.3.62 se presenta la distribución de la especie en la zona estudiada, que está bastante extendida, salvo en el norte de la Sierra.

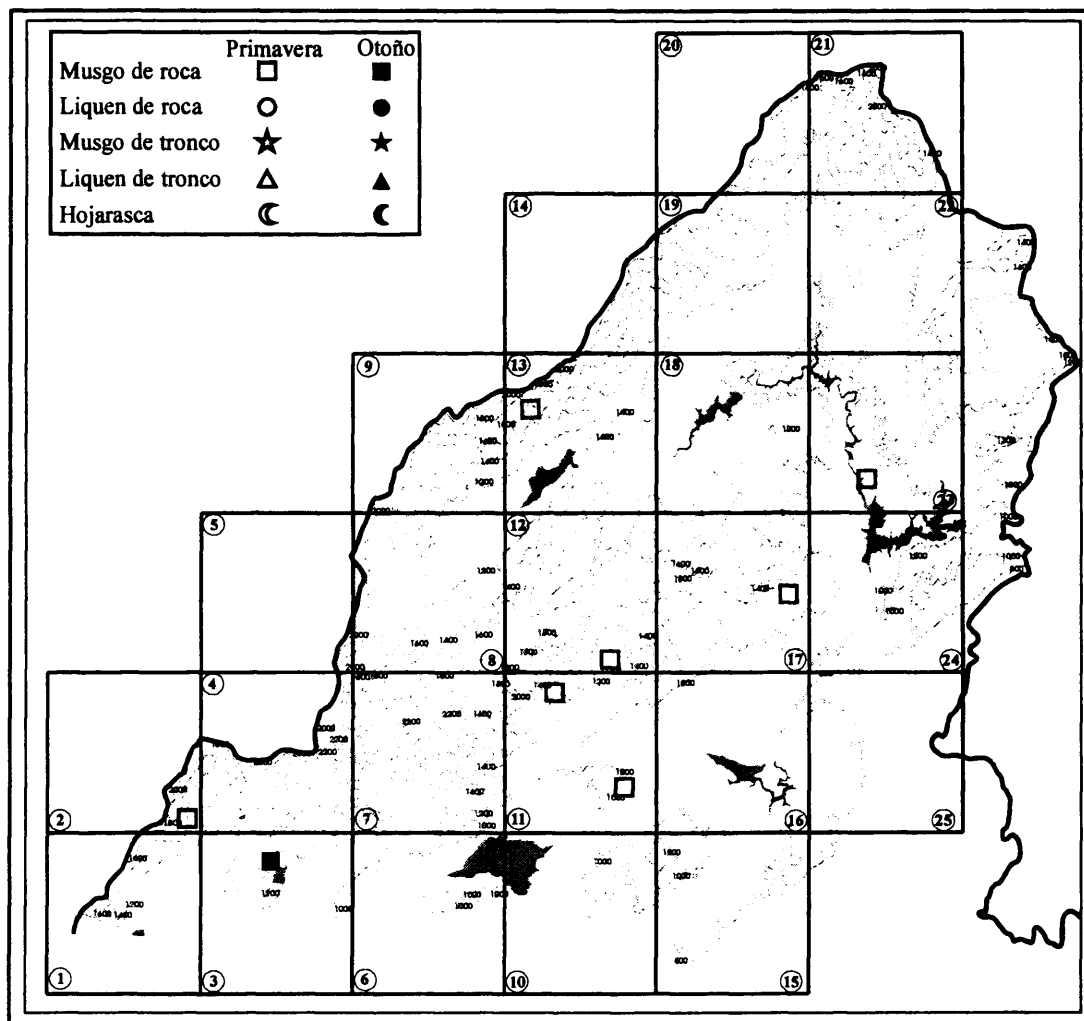


Figura 5.3.62: Distribución de *Macrobiotus macrocalix* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.31.- *Macrobiotus n sp.*

1.- Descripción morfológica

Los ejemplares de esta especie tienen la cutícula lisa, no presentan poros.

Las manchas oculares están presentes en algunos individuos, aunque no en todos.

Alrededor de la boca hay lamelas, aunque no se distinguen bien. La armadura bucal está compuesta únicamente por el sistema de crestas transversales, que además es muy fino. El tubo bucal es estrecho, mide entre 26,6 y 52,3 μm (Tabla 5.3.83 y Figura 5.3.63.A). El bulbo faríngeo es ovalado y contiene apófisis, tres macroplacoides y microplacoides (Figura 5.3.63.B). Presenta unos espesamientos cuticulares con forma de barra oblicua entre las apófisis y el final del tubo bucal, como en otras especies del género. Las apófisis de los individuos más pequeños parecen más grandes que los macroplacoides y los microplacoides.

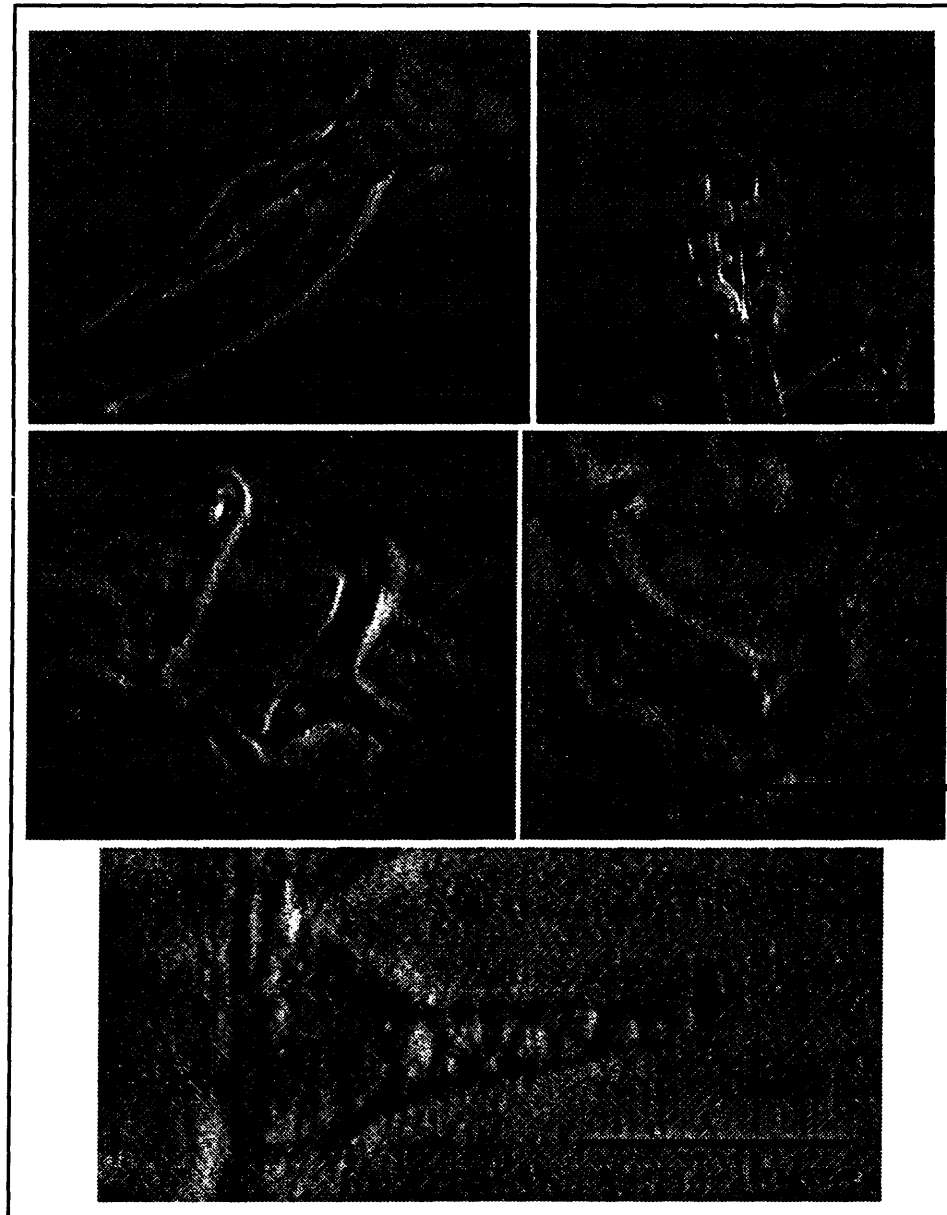


Figura 5.3.63: Imágenes de algunas estructuras de *Macrobiotus* n. sp. (A) Detalle del tubo bucal; (B) contenido del bulbo faríngeo; (C) diplouñas del tercer par de patas; (D) lúnula de las diplouñas del cuarto par de patas; y (E) detalle de una estructura saliente de un huevo. M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; M3 = tercer macroplacoide; m = microplacoides. Barras = 0,01 mm.

Tabla 5.3.83: Medida de cada individuo (en μm); especímenes (Es) del 1 al 9 son de musgo de roca recolectada en primavera, especímenes del 10 al 16 son de musgo de roca recolectada en otoño, y especímenes del 17 al 20 son de musgo de roca recolectada en otoño. tbl = tamaño total; btl = longitud del tubo bucal; ssi = inserción del soporte de los estiletes; prl = longitud de la fila de placoides; btd = diámetro interior del tubo bucal; fpl = longitud del primer macroplacoides; spl = longitud del segundo macroplacoides; tpl = longitud del tercer macroplacoides; m = longitud de los microplacoides; pb2 = longitud de las uñas del segundo o tercer par de patas; sb2 = longitud de la rama secundaria de las uñas del segundo o tercer par de patas; pb4 = longitud de las uñas del cuarto par de patas; sb4 = longitud de la rama secundaria de las uñas del cuarto par de patas; Pt = relación entre la longitud de la estructura determinada y la longitud del tubo bucal expresada en porcentaje. ND = no hay dato.

	tbl	btl	ssi	Ptssi	btd	prl	fpl	spl	tpl	m	pb2-3	Ptpb2-3	sb2-3	pb4	Ptpb4	sb4
Es 1	190	28,5	22,8	80,0	2,9	14,3	3,8	3,8	3,8	1,9	7,6	26,7	3,8	6,7	0,1	4,8
Es 2	456	47,5	38,0	80,0	8,6	34,2	5,7	7,6	10,5	3,8	14,3	30,0	6,7	14,3	0,1	7,6
Es 3	494	52,3	39,9	76,4	9,5	40,9	9,5	9,5	13,3	3,8	13,3	25,5	7,6	14,3	0,1	8,6
Es 4	380	41,8	25,7	61,4	3,8	24,7	5,7	3,8	5,7	2,9	12,4	29,5	5,7	ND	ND	ND
Es 5	228	ND	ND	ND	2,9	15,2	4,8	3,8	4,8	1,9	ND	ND	ND	8,6	ND	3,8
Es 6	342	ND	ND	ND	3,8	23,8	5,7	4,8	6,7	2,9	13,3	ND	6,7	14,3	ND	9,5
Es 7	266	37,1	21,9	59,0	5,7	23,8	5,7	3,8	5,7	3,8	8,6	23,1	4,8	ND	ND	ND
Es 8	418	42,8	25,7	60,0	3,8	23,8	5,7	4,8	5,7	3,8	14,3	33,3	8,6	14,3	0,1	9,5
Es 9	190	ND	ND	ND	2,9	10,5	3,8	2,9	3,8	1,0	6,7	ND	3,8	6,7	ND	3,8
Es 10	228	26,6	20,0	75,0	2,9	10,5	1,0	1,9	3,8	1,0	7,6	28,6	3,8	5,7	0,1	ND
Es 11	494	41,8	38,0	90,9	3,8	23,8	5,7	4,8	5,7	2,9	13,3	31,8	5,7	11,4	0,1	5,7
Es 12	532	45,6	36,1	79,2	6,7	37,1	7,6	6,7	9,5	4,8	12,4	27,1	6,7	13,3	0,1	6,7
Es 13	570	44,7	35,2	78,7	3,8	43,7	7,6	4,8	6,7	2,9	13,3	29,8	5,7	14,3	0,1	4,8
Es 14	570	45,6	38,0	83,3	4,8	20,9	6,7	5,7	6,7	3,8	8,6	18,8	4,8	12,4	0,0	5,7
Es 15	532	42,8	34,2	80,0	3,8	25,7	7,6	6,7	7,6	3,8	11,4	26,7	5,7	15,2	0,1	6,7
Es 16	342	33,3	20,0	60,0	4,8	23,8	4,8	3,8	5,7	2,9	8,6	25,7	4,8	10,5	0,1	5,7
Es 17	570	41,8	32,3	77,3	3,8	20,9	5,7	4,8	5,7	2,9	13,3	31,8	7,6	14,3	0,1	5,7
Es 18	532	38,0	23,8	62,5	4,8	23,8	6,7	4,8	5,7	3,8	11,4	30,0	4,8	11,4	0,1	5,7
Es 19	532	42,8	25,7	60,0	3,8	24,7	7,6	4,8	6,7	3,8	11,4	26,7	4,8	11,4	0,1	4,8
Es 20	304	33,3	26,6	80,0	2,9	15,2	3,8	2,9	3,8	1,9	8,6	25,7	3,8	9,5	0,1	4,8

El primer y el segundo macroplacoide están muy juntos, muchas veces están en contacto (Figura 5.3.63.B), pareciendo un sólo macroplacoide; en los ejemplares más pequeños la separación entre estos dos macroplacoides es menos evidente. Los macroplacoides presentan una forma cuadrangular (Figura 5.3.63.B), aunque en los individuos más pequeños son redondeados. El primer macroplacoide es el más largo, y el segundo el más corto (Figura 5.3.63.B). El tercer macroplacoide está claramente separado del segundo macroplacoide y su tamaño está entre el del primer macroplacoide y el segundo (Figura 5.3.63.B). El tercer macroplacoide presenta un ensanchamiento en la zona posterior (Figura 5.3.63.B), que no es visible en los ejemplares más pequeños. Los microplacoides son evidentes, algo menos en los individuos más pequeños, y están cerca del tercer macroplacoide (Figura 5.3.63.B). El soporte de los estiletes se inserta a 20,0-39,9 μm en el tubo bucal (Tabla 5.3.83). La furca de los estiletes es la típica de la familia Macrobiotidae.

Las diplouñas son de tipo *macrobiotus*. La inserción de la rama secundaria en la rama principal forma un ángulo recto (Figura 5.3.63.C). El tramo común de las uñas no tiene *septula* (Figura 5.3.63.C). Las ramas principales presentan puntas accesorias que son poco evidentes. Las lúnulas son de gran tamaño en todas las patas. Las del segundo y tercer par de patas son más visibles que las del primero, donde no son tan grandes. En los tres primeros pares de patas las lúnulas presentan márgenes lisos, mientras que en el cuarto par tienen márgenes dentados, con dientes muy pequeños (Figura 5.3.63.D).

Los huevos de esta especie tienen estructuras con forma de cono alargado (Figura 5.3.63.E). El ápice es muy fino y largo, y presenta en su superficie una malla reticulada (Figura 5.3.63.E). La superficie del huevo entre las estructuras no es visible en ninguno de los huevos.

2.- Material estudiado

Macrobiotus n. sp. ha aparecido en un punto de muestreo y en 3 muestras de la zona de la Sierra estudiada (Tabla 5.3.84). Se han contabilizado 20 individuos en las tres poblaciones (Tabla 5.3.84). Las muestras son de MRP, MRO y HP (Tabla 5.3.84). Se han encontrado, además, 4 huevos en muestras de musgo de roca, tres en la de primavera y uno en la de otoño (Tabla 5.3.84).

3.- Variabilidad poblacional

Todos los ejemplares estudiados de esta nueva especie presentaban la cutícula lisa. En la población de hojarasca no se ha podido observar la armadura bucal de ninguno de los individuos.

Tabla 5.3.84: Número de individuos por muestra donde se ha encontrado *Macrobiotus* n. sp. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
16.1	MR	9				3	7				1	16
	LR											
	MT											
	LT											
	H						4					4
N° Puntos Total		N° muestras estudiadas		N° ejemplares Primavera			N° ejemplares Otoño			Total		

En la Tabla 5.3.83 se detallan las medidas de las estructuras más relevantes.

Ocho de los ejemplares estudiados tenían manchas oculares, mientras que en doce de ellos no se ha podido determinar su ausencia o su presencia, debido a que la posición que tenían en la preparación era inadecuada para su observación.

La longitud media de los individuos estudiados era de 408,5 μm , con una desviación estándar de 134 μm , un límite inferior de 190 μm y uno superior de 570 μm (Tabla 5.3.83).

4.- Autoecología

Macrobiotus n. sp. estaba en un punto de muestreo cuya altitud era intermedia, si se compara con las altitudes obtenidas en la totalidad del estudio (Tabla 5.3.85). Apareció en muestras que estaban a elevadas temperaturas, situadas en lugares sin viento, cerca del suelo y con poco peso seco (Tabla 5.3.85).

Se ha hallado en un punto con matorral xerófilo y en musgos, sobre todo, de la especie *Tortella tortuosa* (Tabla 5.3.85).

En las muestras de primavera estaba con *Macrobiotus richtersi* y en la de hojarasca de otoño con *Diphyscon* (*Diphyscon*) *recamieri*. En la muestra de musgo de roca de otoño se encontró sin ninguna otra especie de tardígrado. Siempre compartía la biocenosis con ácaros, nematodos y rotíferos, y apareció en un tercio de las muestras con colémbolos y hormigas.

Tabla 5.3.85: Valores de las variables ambientales en las muestras donde ha aparecido *Macrobiotus* n. sp. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
16.1	880	Matorral xerófilo	MRP	18	0	100	10	0,52	P	<i>Tortella tortuosa</i>
			HO	23	0	600	0	0,30	P	<i>Isothecium myosuroides</i> + <i>Hypnum cupressiforme</i>
			MRO	23	0	500	10	0,64	P	<i>Tortella tortuosa</i>

5.- Discusión

Macrobiotus n. sp. pertenece al grupo *tenuis*, ya que la rama secundaria se inserta en la principal formando un ángulo recto (Tabla 5.3.80).

Dentro de este grupo, a quien más se parece es a *M. willardi*, ya que son las únicas especies que poseen tres macroplacoides con el primer y el segundo macroplacoide en contacto (Tabla 5.3.80) (esta nueva especie se ha comparado con el paratipo de *M. willardi* de la colección de Maucci (código CT 7326) ubicado en el Departamento de Biología Animal de la *Università degli studi di Modena e Reggio Emilia*). Además, son las dos únicas especies del grupo *tenuis* que tienen los huevos con estructuras con forma de cono y con el ápice alargado (Tabla 5.3.80). *Macrobiotus* n. sp. se diferencia de *M. willardi* por: tener una armadura bucal fina y sin bandas de dientes, ni posterior ni anterior, presentar macroplacoides más cortos, microplacoides más pequeños y cercanos al tercer macroplacoide, las uñas más macizas, las lúnulas muy grandes, y unas puntas accesorias pequeñas y posteriores, que son evidentes en *M. willardi*. Además, el ángulo recto que se forma entre las ramas principal y secundaria de las diplouñas en *Macrobiotus* n. sp. es más parecido al de las diplouñas tipo *Isohypsibius*, mientras que en *M. willardi* son más parecidas a las tipo *Hypsibius*.

Hay veces que *Macrobiotus* n. sp. parece tener dos macroplacoides en vez de tres; en tal caso a la especie a la que más se parecería sería a *M. tenuis* (Tabla 5.3.80). *Macrobiotus* n. sp. tiene las lúnulas del cuarto par de patas muy grandes, mientras que las de *M. tenuis* no son tan grandes (Tabla 5.3.80). Además, los huevos de *M. willardi* y *Macrobiotus* n. sp. que son iguales, tienen estructuras salientes con forma de cono alargado, mientras que los de *M. tenuis* tienen estructuras con forma de cáliz invertido (Tabla 5.3.80).

6.- Distribución

Macrobiotus n. sp. es una nueva especie para la ciencia. Por lo tanto su localidad tipo está en un camino rural que va desde Cabanillas a Redueña (Sierra de Guadarrama, Madrid).

En la Figura 5.3.64 se detalla su distribución en la zona estudiada, que se restringe a un punto en el sudeste de la región.

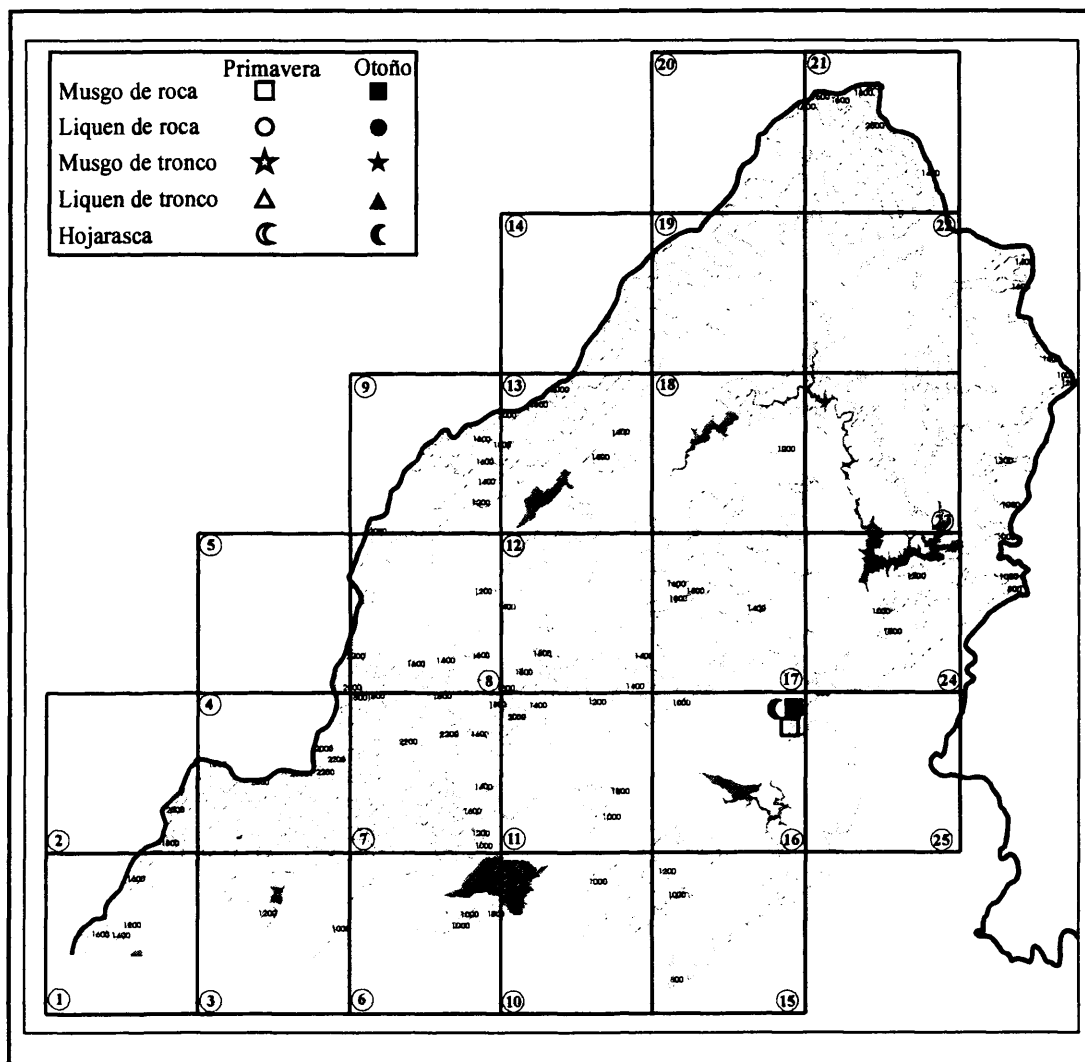


Figura 5.3.65: Distribución de *Macrobiotus n. sp.* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.32.- *Macrobiotus pallarii* Maucci, 1954

Sinonimia: *Macrobiotus aviglianae* Robotti, 1970

1.- Descripción morfológica

La cutícula de los ejemplares de *Macrobiotus pallarii* está cubierta de poros muy pequeños (Figura 5.3.65.A), aunque en el material tipo no se ve claramente si esos poros existen o no (Ramazzotti y Maucci, 1983). Los individuos de esta especie son de color blanco o ligeramente marrones.

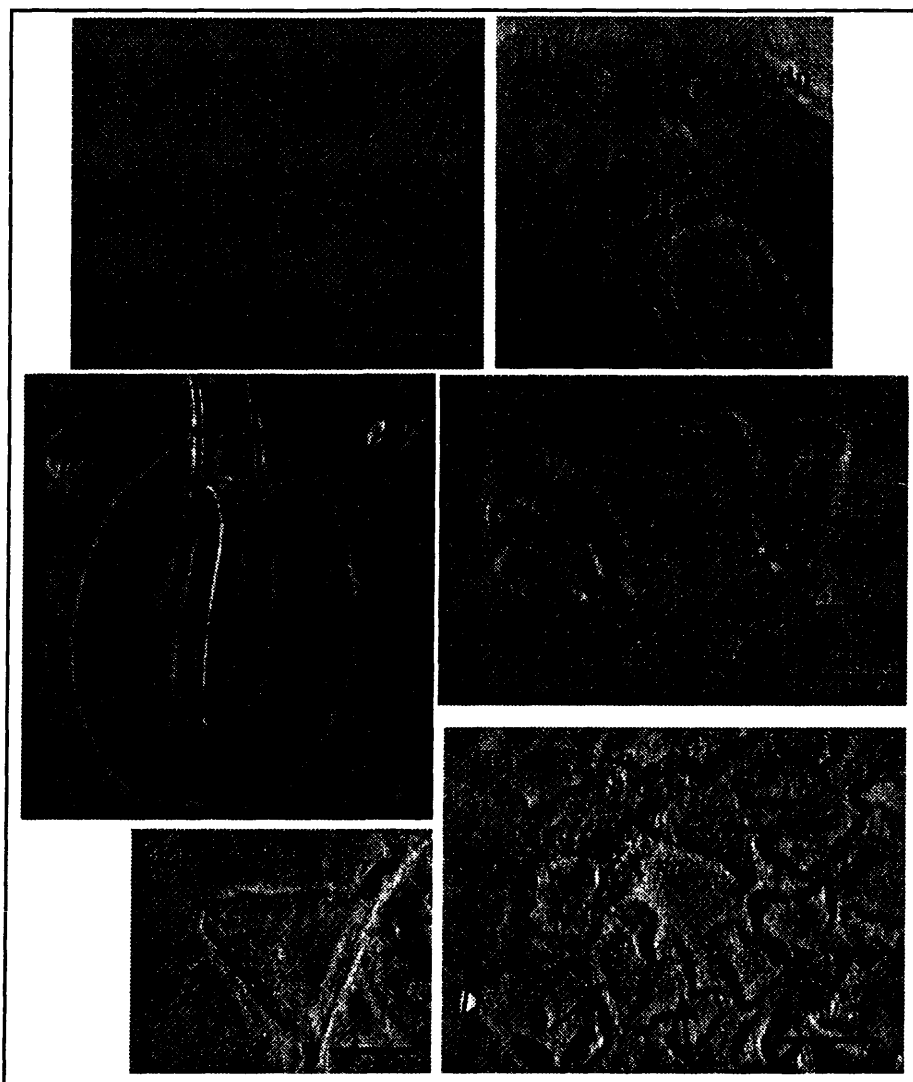


Figura 5.3.65: Imágenes de algunas estructuras de *Macrobiotus pallarii*. (A) Detalle de los poros de la cutícula; (B) armadura bucal; (C) contenido del bulbo faríngeo; (D) diploúñas del cuarto par de patas; (E) una de las estructuras salientes del huevo; y (E) detalle de la superficie del huevo (las flechas indican las áreas poligonales). Bdp = banda de dientes posterior; Ct = crestas transversales; Bf = bulbo faríngeo; M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; m= microplacoides; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; Lu = lúnulas. Barras = 0,01 mm.

Alrededor de la boca tienen lamelas. La armadura bucal, que es robusta, consta de dos bandas de dientes, una anterior y otra posterior, formadas por varias filas de dientes, y el sistema de crestas transversales (Figura 5.3.65.B). El tubo bucal es bastante largo, mide el 16% de la longitud total (Ramazzotti y Maucci, 1983). Los estiletes son robustos y tienen una furca maciza aunque pequeña. El bulbo faríngeo es casi redondo, y contiene apófisis, 2 macroplacoides con forma de bastoncillo y los microplacoides, grandes (Figura 5.3.65.C). El primer macroplacoide es más largo que el segundo (Figura 5.3.65.C).

Las diplouñas son de tipo *hufelandi*. Las ramas principales presentan puntas accesorias. El tramo común es más ancho que en otras especies, lo que le confiere un aspecto particular (Figura 5.3.65.D). Tienen lúnulas no muy grandes, lisas en los tres primeros pares de patas e irregulares en el cuarto par (Figura 5.3.65.D). La forma de las lúnulas en *Macrobotus pallarii* es distinta a las del resto de las especies de género *Macrobotus*, son unas lúnulas grandes, con una anchura y altura mayores que en otras especies (Figura 5.3.65.D).

Los huevos de esta especie son esféricos. Las estructuras tienen forma cónico-bulbosa, con una base ancha y el ápice puntiagudo (Figuras 5.3.65.E y 5.3.48). Hay más de 20 estructuras por hemisferio (Guidetti, 1998), 14 según Ramazzotti y Maucci (1983). La superficie de las estructuras presenta un diseño reticulado. La cáscara de los huevos está dividida en áreas poligonales, que se disponen alrededor de las estructuras (Figuras 5.3.65.E y 5.3.48).

2.- Material estudiado

Macrobotus pallarii ha aparecido en 32 puntos de muestreo y en 43 muestras, con una hasta tres muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.86). En las 43 poblaciones se han encontrado 191 individuos, 8 de ellos hembras (con huevos en formación en su interior) y 25 machos (con espermatozoides en las gónadas) (Tabla 5.3.86). Las muestras son de HP, LRP, LTP, MRP, HO, LRO y MRO (Tabla 5.3.86). Las hembras se han encontrado en HO y LTP, y los machos en HP, LTP y HO (Tabla 5.3.86).

Se han encontrado 30 huevos asignables a esta especie por su morfología (Tabla 5.3.86). Éstos han aparecido en HP, MRP, HO y MRO (Tabla 5.3.86).

Tabla 5.3.86: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Macrobiotus pallarii*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						8	1	1			8
1.2	MR											0
	LR	1										1
	MT											0
	LT											0
	H						7		1			7
1.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						5	1	2			5
2.1	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H						10	1				10
3.1	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT	5	1									5
	H											0
4.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						6		1		4	6
4.2	MR						4				1	4
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H						6					6
4.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						10		1			10
5.2	MR						2					2
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
5.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
6.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	5							1			6
6.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2										2
7.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	3										3
8.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H								1			1
9.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT	9		1								9
	H											0
10.1	MR											0
	LR								1			1
	MT											
	LT											0
	H											0
10.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						6		3			6
11.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H								1			0
11.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	4										4
11.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1

Tabla 5.3.86 (Continuación)

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Ha	T	He	Ma	J	Ha	
12.1	MR	1				4						1
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
12.3	MR	6										6
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2				2						2
13.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	2		2		4						2
18.1	MR											0
	LR						1					1
	MT											0
	LT											0
	H						1				1	1
18.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						5					5
18.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	18		2			12	1	1			30

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Ha	T	He	Ma	J	Ha	
19.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						20	3	6			20
20.2	MR											0
	LR						1					1
	MT											
	LT											
	H	9		3		6						9
21.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1				4	3					4
21.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
22.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
23.1	MR											0
	LR						4			3		4
	MT											
	LT											0
	H	2					2					4
N° Puntos Total		N° muestras estudiadas		N° ejemplares Primavera			N° ejemplares Otoño			Total		
32		43		73			119			191		

3.- Variabilidad poblacional

En general, las poblaciones de la Sierra de esta especie estaban constituidas por individuos con poros pequeños en la cutícula, aunque siete de las poblaciones estaban compuestas por individuos con la cutícula aparentemente lisa.

Un 9% de las poblaciones tenían ejemplares en los que se ha podido observar la armadura bucal completa, en la mitad de las poblaciones había individuos a los que se les ha visto el sistema de crestas transversales y la banda de dientes posterior, y en casi un cuarto de las poblaciones a los animales sólo se les ha podido observar el sistema de crestas transversales. La ausencia de alguno de los componentes de la armadura bucal podría deberse a una posición inadecuada de los ejemplares para su observación al microscopio. La ausencia de la banda de dientes anterior probablemente se debiera a que es muy fina y, por tanto, difícil de observar.

En más de la mitad de las poblaciones estudiadas los ejemplares presentaban lúnulas irregulares o lisas en el cuarto par de patas, y en algo más de un tercio estas lúnulas eran dentadas.

Los huevos encontrados tenían entre 14 y 26 estructuras por hemisferios, y entre 6 y 12 polígonos alrededor de cada estructura.

El 62% de los ejemplares estudiados tenían manchas oculares en la región cefálica, el 35% no las presentaban, y en un 3% no se ha podido determinar su ausencia o su presencia, porque la posición de los individuos era inadecuada para su observación.

Los ejemplares de *Macrobiotus pallarii* en la Sierra tenían una longitud total media de 723 μm , con una desviación estándar de 193 μm , un valor mínimo de 330 μm y uno máximo de 1.342 μm . Los animales estudiados por Ramazzotti y Maucci (1983) tenían una longitud mínima de 300 μm , prácticamente el mismo límite inferior que los individuos de la Sierra.

4.- Autoecología

En la Tabla 5.3.87 se detallan los valores de las variables ambientales estudiadas en las muestras donde apareció *Macrobiotus pallarii*. Se encontró en intervalos de altitud, temperatura, velocidad media del viento y luminosidad de amplitud similar a los encontrados en el conjunto del estudio (Tabla 5.3.87). Sin embargo, apareció en muestras que estaban a poca distancia del suelo y de peso seco bajo, si se comparan con los obtenidos en la totalidad del estudio (Tabla 5.3.87).

La especie se ha hallado en robledales, encinares y pinares de *Pinus nigra* y de *Pinus sylvestris*, principalmente, y en las acículas de este tipo de bosques (Tabla 5.3.87).

Apareció con frecuencia en las muestras con *Macrobiotus richtersi* y *Milnesium tardigradum*. En una muestra, de hojarasca de primavera, se encontró sin ninguna otra especie de tardígrado. Siempre compartía la biocenosis con ácaros, nematodos y rotíferos, y en la mitad de las muestras estaba con colémbolos.

Tabla 5.3.87: Valores de las variables en las muestra donde ha aparecido *Macrobiotus pallarii*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.1	1100	<i>Pinus nigra</i>	HO	20	0	33	0	2,31	P	<i>Pinus nigra</i>
1.2	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	LRP	21	2,2	603	25	0,30	O	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
			HO	22	0	38	0	0,44	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
1.3	1020	<i>Quercus rotundifolia</i>	HO	22	0	286	0	1,48	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
2.1	1220	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	22	0	18	0	2,11	P	<i>Pinus sylvestris</i>
3.1	1020	<i>Abnus glutinosa</i>	LTP	20	0	24	47	0,48	SO	<i>Xantoria parietina</i>
4.1	1720	<i>Pinus nigra</i>	HO	14	0,6	22	0	1,44	P	<i>Pinus nigra</i>
4.2	1500	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	16	0	24	0	1,60	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			MRO	16	0,1	29	40	0,50	O	<i>Hypnum cupressiforme</i>
4.3	1240	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	21	0	19	0	1,70	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
5.2	2020	Pastizal	HO	25	0	763	0	0,32	P	Césped
			MRO	25	3	68	18	0,46	S	<i>Polytrichum juniperinum</i>
5.3	2240	Afloramiento rocoso	HO	29	0	909	0	0,34	P	Césped
6.1	940	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	21	0	50	0	0,88	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			HO	23	0	76	0	1,52	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
6.2	920	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	26	0	234	0	0,99	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
7.1	1040	Afloramiento rocoso	HP	23	0	58	0	0,45	P	Césped + <i>Cistus ladanifer</i>
8.3	1440	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	HO	13	0	12	0	0,74	P	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>
9.2	1120	<i>Fraxinus angustifolia</i>	LTP	18	1,5	90	67	1,40	S	<i>Xantoparmelia conspersa</i>
10.1	980	<i>Pinus pinea</i>	LRO	18	0	19	9	0,66	SO	<i>Melanelia exasperata</i>
10.2	840	<i>Quercus rotundifolia</i>	HO	20	0	21	0	1,07	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
11.2	960	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Juniperus communis</i>	HP	25	1,6	625	0	1,21	P	<i>Juniperus communis</i>
11.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	1,8	630	0	0,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	19	0	18	51	0,42	P	<i>Hedwigia stellata</i>
12.3	1360	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	12	1,6	79	0	0,94	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			MRP	12	2	76	31	0,51	P	<i>Hypnum cupressiforme</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
13.1	1120	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	1,8	280	0	1,29	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
18.1	1040	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRO	20	1,2	321	3	0,41	P	<i>Xantoparmelia tinctoria</i>
			HO	15	0,9	50	0	0,97	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
18.3	1120	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	20	0	88	0	0,56	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	21	0	33	0	1,04	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
19.3	1220	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	18	0	6	0	0,91	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
20.2	1240	<i>Retama sphaerocarpa</i>	HP	17	0	34	0	1,05	P	<i>Retama sphaerocarpa</i>
			LRO	15	0	50	49	0,70	P	<i>Pseudoevernina furfuracea</i>
21.1	1560	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	16	0	5	0	2,03	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			HO	12	1,5	2	0	1,51	P	<i>Pinus sylvestris</i>
21.2	1280	<i>Retama sphaerocarpa</i> + <i>Piorno</i>	HO	16	0,1	425	0	1,06	P	<i>Isothecium myosuroides</i> + <i>Hypnum cupressiforme</i>
22.3	1160	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	25	4	1050	0	0,46	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
23.1	920	<i>Pinus pinea</i>	HP	19	0	203	0	2,04	P	<i>Pinus pinea</i>
			HO	18	0,3	11	0	2,55	P	<i>Pinus pinea</i>
			LRO	18	0,2	16	12	0,41	P	<i>Physcia aipoli</i>

5.- Discusión

La especie *Macrobotus pallarii* pertenece a las especies del grupo *hufelandi* que tienen la armadura bucal completa, pero no muy robusta. Se parece a *M. hyperboreous*, *M. sapiens*, *M. nelsonae*, *M. biserovi*, *M. hufelandi* y *M. hibiscus* (Tabla 5.3.70). *Macrobotus pallarii* se diferencia de las otras especies del grupo *hufelandi* encontradas en este trabajo (*M. hufelandi*, *M. macrocalix*, *M. persimilis*, *M. recens*, *M. hyperboreous*, *M. sandrae* y *M. terminalis*; Tablas 5.3.70 y 5.3.75) por la forma de las lúnulas y del tramo común, que le dan un aspecto particular a las diplouñas.

Los huevos de *Macrobotus pallarii* tienen estructuras cónico-bulbosos, que la diferencian de la mayoría de los huevos de las especies del grupo *hufelandi*, que tienen estructuras con forma de cáliz invertido, y la asemejan a los huevos de especies del grupo *richtersi* (Figura 5.4.48). Dentro del grupo *hufelandi* los huevos de *Macrobotus pallarii* se parecen a los de *M. nelsonae* y *M. echinogenitus*. La presencia de polígonos en la base de las estructuras diferencia los huevos de *Macrobotus pallarii* de los de *M. echinogenitus* (Tabla 5.3.70) y el menor número de polígonos por estructura la diferencian de *M. nelsonae* (Guidetti, 1998). La forma de la estructura, cónico-bulbosa y estilizada, diferencia los huevos de *Macrobotus pallarii* con respecto a los de *M. richtersi*, *M. harmsworthi* y *M. areolatus* (Tablas 5.3.67 y 5.3.70 y Figura 5.3.48).

6.- Distribución

Macrobotus pallarii ha aparecido en Europa (la localidad tipo se encuentra en Sicilia, Italia), Asia y Norte América. Se ha encontrado en Cataluña, en España (Lewin Osorio, 1984). Es la primera vez que se encuentra en la Comunidad de Madrid.

En la Figura 5.3.66 se presenta la distribución de la especie en el área estudiada, que está muy extendida en la Sierra, salvo en una pequeña región en el sudeste.

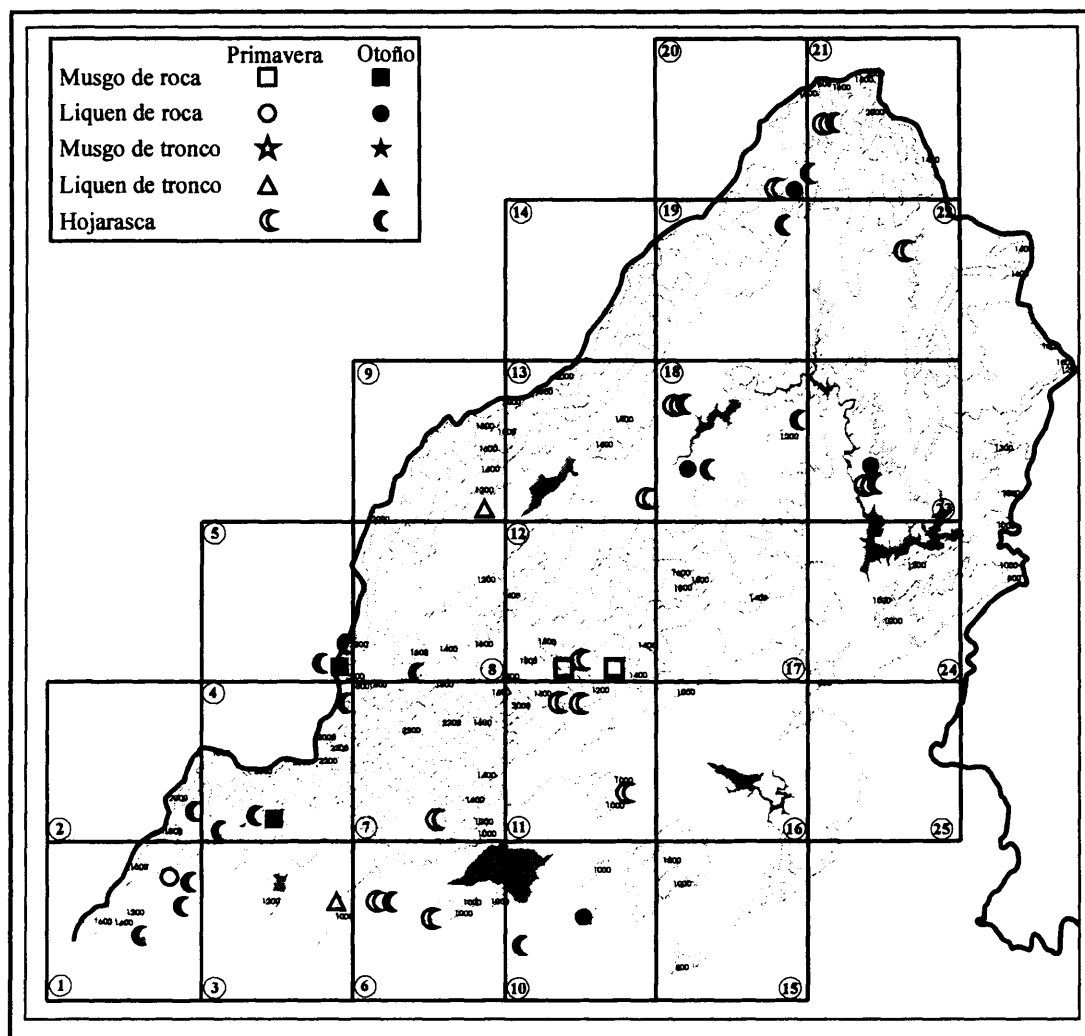


Figura 5.3.66: Distribución de *Macrobiotus pallarii* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.33.- *Macrobiotus persimilis* Binda y Pilato, 1962

1.- Descripción morfológica

Presenta manchas oculares en la región cefálica (Figura 5.3.67.A).

Los individuos de esta especie tienen poros en la cutícula (Figura 5.3.67.B).

La armadura bucal está compuesta por una banda de dientes anterior, formada por varias filas de dientes pequeños, una banda de dientes posterior, formada por varias filas de dientes de mayor tamaño, y un sistema de crestas transversales (tres dorsales y tres ventrales) (Figura 5.3.67.C). El tubo bucal es largo, mide el 16% de su longitud total (Ramazzotti y Maucci, 1983). El bulbo faríngeo es ovalado, y contiene apófisis, 2 macroplacoides, con forma de bastoncillos, y los microplacoides. El primer macropla-

coide tiene un estrechamiento en la mitad; a veces ese estrechamiento está tan marcado que divide en dos al macroplacoide.

La longitud del tramo común de las diplouñas, tipo *hufelandi*, es inferior a la mitad de la rama principal. Las lúnulas están bien desarrolladas, especialmente en el cuarto par de patas. Son lisas en los tres primeros pares de patas y tienen los márgenes ligeramente dentados en el cuarto par. Las ramas principales tienen puntas accesorias (Figura 5.3.67.D).

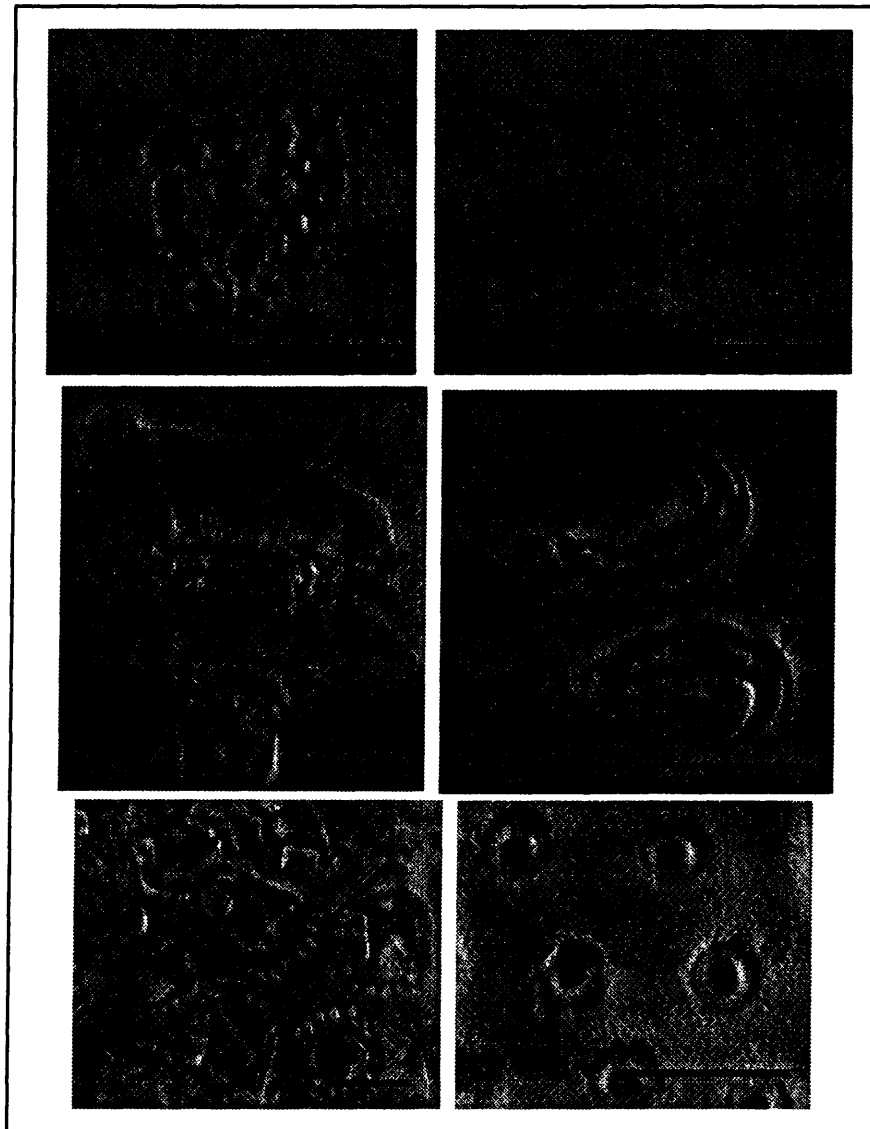


Figura 5.3.67: Imágenes de algunas estructuras de *Macrobiotus persimilis*. (A) Mancha ocular; (B) detalle de los poros de la cutícula; (C) armadura bucal; (D) diplouñas del primer par de patas (las flechas señalan las puntas accesorias de las ramas principales); (E) detalle de la superficie del huevo (las flechas indican los poros alrededor de los salientes); y (F) borde de las estructuras salientes del huevo. L = lamelas; Bda = banda de dientes anterior; Bdp = banda de dientes posterior. Barras = 0,01 mm.

Los huevos de esta especie son similares a los de *Macrobiotus hufelandi*, es decir, tienen estructuras con forma de cáliz invertido. El ápice de estas estructuras es un disco que tiene los márgenes dentados (Figura 5.3.67.E). La cáscara del huevo, entre las estructuras, es lisa, aunque en la base de las mismas tienen una corona de poros (Figura 5.3.67.F).

2.- Material estudiado

En este caso no se ha podido contar con fotografías ni con preparaciones, de la colección de tardígrados del Departamento de Biología Animal de la *Università degli studi di Modena e Reggio Emilia* (Italia), para comprobar las identificaciones. *Macrobiotus persimilis* ha aparecido en 4 puntos de muestreo y en 4 muestras (Tabla 5.3.88). Se han encontrado 16 individuos en las 4 poblaciones de la Sierra (Tabla 5.3.88). Las muestras eran de MR, tanto de primavera como de otoño (Tabla 5.3.88). En 3 de las muestras, de primavera y de otoño, se han hallado 3 huevos (Tabla 5.3.88), uno de ellos se ha encontrado en una muestra sin ningún espécimen.

Tabla 5.3.88: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Macrobiotus persimilis*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
11.1	MR	4										4
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
13.2	MR					1						0
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
12.1	MR						6				1	6
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
18.1	MR	6				1						6
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
4	4	10					6					16

3.- Variabilidad poblacional

La banda de dientes posterior y el sistema de crestas transversales se vió bien en los ejemplares de todas las poblaciones estudiadas; sin embargo, la banda de dientes anterior, formada por dientes más pequeños que la posterior, sólo se vió en algunos ejemplares de dos de las poblaciones. Los márgenes de las lúnulas del cuarto par de patas eran dentados, aunque en algún ejemplar de cada población se observan bordes irregulares, quizá por el pequeño tamaño de los dientes.

Once de los ejemplares estudiados tenían manchas oculares, y en cinco no se ha podido determinar su presencia o su ausencia.

Los individuos de *Macrobiotus persimilis* analizados tenían una longitud total media de 815 μm , con una desviación estándar de 305 μm , un límite inferior de 418 μm y uno superior de 1.375 μm . La longitud máxima encontrada por Ramazzotti y Maucci (1983) fue en una población griega en la que alcanzaban 500 μm , muy por debajo de la media encontrada en la Sierra. Sólo en una población, la de otoño, los ejemplares superan las 1.000 μm .

4.- Autoecología

Macrobiotus persimilis se ha encontrado en muestras a elevadas temperaturas y altitudes, pero que sin embargo tenían poca luminosidad, poco peso seco, estaban cerca del suelo y situadas en lugares con poco viento, si se compara con los valores obtenidos en la totalidad del estudio (Tabla 5.3.89).

La especie se ha hallado en robledales, encinares y pinares, de *Pinus sylvestris*, y siempre en musgos, aunque de distintos géneros (Tabla 5.3.89).

Macrobiotus persimilis siempre estaba en las muestras con *Echiniscus trisetosus* y *Milnesium tardigradum*; en primavera aparece además, con frecuencia, con *Echiniscus blumi* y *Echiniscus canadensis*. Siempre compartía la biocenosis con ácaros, nematodos y rotíferos.

Tabla 5.3.89: Valores de las variables ambientales en cada muestra donde ha aparecido *Macrobiotus persimilis*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
11.1	1260	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	16	1,90	15	20	0,16	S	<i>Orthotricum lyelli</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRO	24	1,30	18	51	0,93	P	<i>Hedwigia stellata</i>
13.2	1520	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	15	0	21	16	0,54	SO	<i>Hypnum cupressiforme</i>
18.1	1040	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	21	0	235	4	0,16	SE	<i>Grimmia laevigata</i>

5.- Discusión

Macrobiotus persimilis pertenece a las especies del grupo *hufelandi* con una armadura bucal completa y robusta (Tabla 5.3.70). Los problemas que existen para diferenciar las especies del grupo *hufelandi* ya se han comentado en las otras especies del grupo que han aparecido en este trabajo. Resumiendo, estos problemas se centran en dos puntos: (1) los caracteres que se utilizan para diferenciar las especies son difíciles de observar, y (2) los intervalos de variabilidad de esos caracteres dentro de cada especie solapan con los de otras especies parecidas. *Macrobiotus persimilis* se diferencia de las otras especies a las que se parece (*M. hufelandi*, *M. hibiscus*, *M. echinogenitus*, *M. macrocalix*, *M. recens*, *M. joanneae* y *M. andinus*) por tener dientes en los márgenes de las lúnulas del cuarto par de patas, los microplacoides pequeños y por la morfología del huevo (Tabla 5.3.70).

Los huevos de *Macrobiotus persimilis* son fácilmente distinguibles del resto de especies que tienen las estructuras con forma de cáliz invertido (a saber, *M. hufelandi*, *M. sandrae*, *M. terminalis*, *M. macrocalix*, *M. hibiscus*, *M. hyperboreous*, *M. sapiens*, *M. biserovi*, *M. joanneae*, *M. andinus*, *M. patagonicus*, *M. diversus* y *M. santoroi*) porque presenta lisa la superficie del huevo, entre las estructuras, y una corona de poros en la base de las mismas (Tablas 5.3.70 y 5.3.55).

6.- Distribución

Macrobiotus persimilis se ha citado en Europa (en Sicilia, Italia, se sitúa la localidad tipo), Asia, Norte América, África y Oceanía. Se ha encontrado en Portugal, en las regiones de Algarve y Alto Alentejo (Maucci y Durante Pasa, 1985) y en Andalucía, España (Maucci y Durante Pasa, 1984a). Es la primera vez que aparece en la Comunidad de Madrid.

La distribución en la zona estudiada se presenta en la Figura 5.3.68. La especie está en la región centro-oeste de la Sierra.

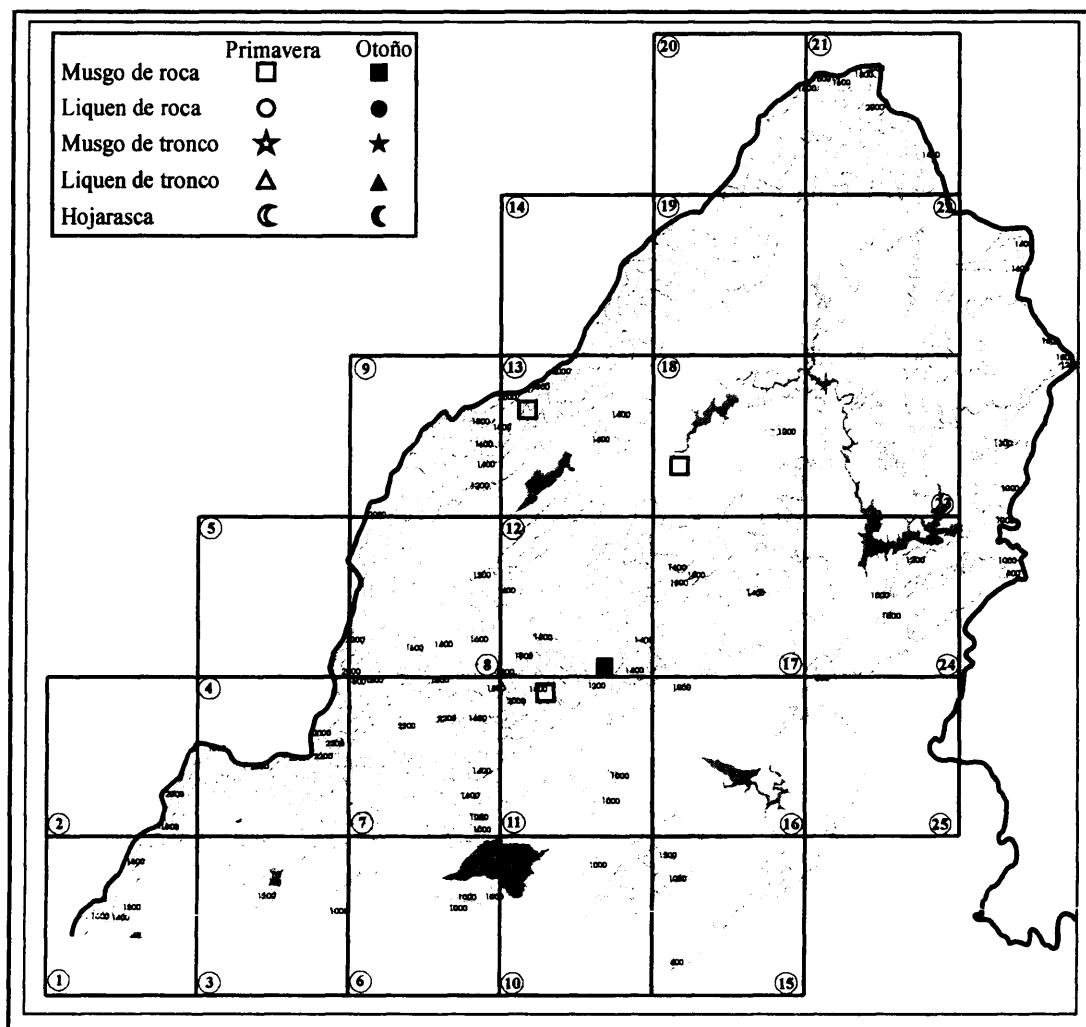


Figura 5.3.68: Distribución de *Macrobiotus persimilis* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.34.- *Macrobiotus recens* Cuénot, 1932

Sinonimias: *Macrobiotus hufelandi* forma *recens* Marcus 1936

Macrobiotus hufelandi recens Ramazzotti, 1962 y 1972 (no *Macrobiotus recens* Grigarick, Schuster y Toftner, 1973; no *Macrobiotus recens* Horning, Schuster y Grigarick, 1978)

1.- Descripción morfológica

Los ejemplares de esta especie tienen una cutícula con numerosos poros pequeños, redondos, excepto en la región cefálica, donde son elípticos y que son bastante densos en la región caudal. Son incoloros.

La boca está rodeada de 10 lamelas grandes. La armadura bucal está formada por dos bandas de dientes, una anterior, de dientes pequeños, y otra posterior, de dientes más grandes, y el sistema de crestas transversales. El tubo bucal es largo, mide el 21% de la longitud total cuerpo, y recto. El bulbo faríngeo es grande, ovalado y un poco alargado. Contiene apófisis, trapezoidales y grandes, 2 macroplacoides, con forma de bastoncillo, y microplacoides (Figura 5.3.69.A). El primer macroplacoide presenta un estrechamiento en su zona media (Figura 5.3.69.A). El segundo macroplacoide es cerca de un tercio más corto que el primero (Figura 5.3.69.A). Los microplacoides, que están muy cerca del segundo macroplacoide, son largos y finos (Figura 5.3.69.A).

La diplouñas son robustas y macizas (Figura 5.3.69.B). Las ramas principales tienen puntas accesorias grandes. Los tres primeros pares de patas presentan lúnulas pequeñas y lisas, y en el cuarto par de patas las lúnulas son el doble de grandes que en el resto de las patas (Figura 5.3.69.B) y tienen márgenes irregulares.

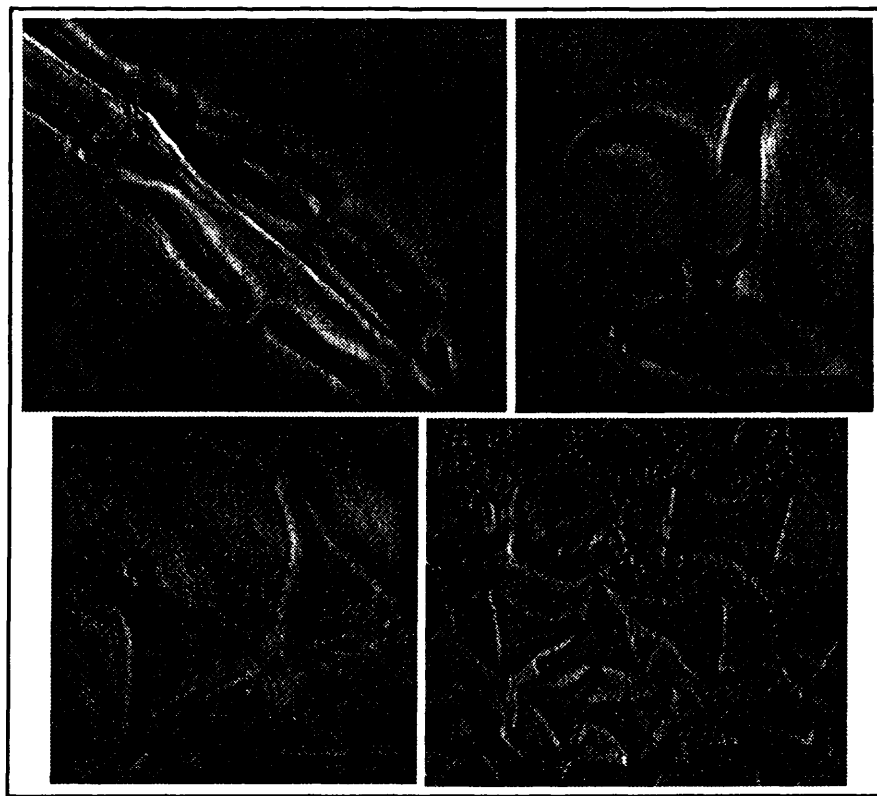


Figura 5.3.69: Imágenes de algunas estructuras de *Macrobiotus recens*. (A) Contenido del bulbo faríngeo; (B) diplouña del cuarto par de patas; (C) estructuras salientes de los huevos (las flechas indican el ápice de las estructuras, normal o bífido); y (D) superficie del huevo. M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; m = microplacoides; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; Lu = lúnula. Barras = 0,01 mm.

Los huevos son esféricos e incoloros o de color amarillo claro. Las estructuras de los huevos tienen forma de cono fino (Figura 5.3.69.C). La superficie de estos conos es ligeramente rugosa. El ápice de las estructuras a veces es bífido (Figura 5.3.69.C). Rodeando la base de cada cono hay una corona de puntos. La superficie del huevo entre los salientes está ligeramente granulada (Figura 5.3.69.D).

2.- Material estudiado

Macrobiotus recens ha aparecido en 4 puntos de muestreo y en 5 muestras, con una o dos muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.90). Se han contabilizado 17 individuos en esas cinco poblaciones, pero ninguno de los ejemplares se ha podido sexar (Tabla 5.3.90). Las muestras son de MRP, MRO y HP (Tabla 5.3.90). Se han encontrado huevos en todas las muestras, contabilizándose 11 huevos en total (Tabla 5.3.90).

Tabla 5.3.90: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Macrobiotus recens*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
5.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1				2						1
7.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	11				3						11
21.2	MR	1				3						1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
22.3	MR	3				2	1				1	4
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
4	5	16					1					17

3.- Variabilidad poblacional

Los ejemplares estudiados exhibían una armadura bucal bien visible en cuanto al sistema de crestas transversales y la banda posterior de dientes, que se vieron en todos los individuos, pero la banda de dientes anterior sólo se ha podido observar en una de las poblaciones, la de hojarasca. Se han encontrado individuos con los márgenes de las lúnulas del cuarto par de patas irregulares en cuatro de las cinco poblaciones estudiadas, pero dentadas sólo aparecieron en dos de ellas, de HP y de MRO.

Diez de los animales estudiados no tenían manchas oculares y siete sí.

Los individuos de la Sierra estudiados de esta especie tenían una longitud total media de 879 μm , con una desviación estándar de 229 μm , un límite inferior de 484 μm y uno superior de 1320 μm . Cuénot (1932) citó un adulto que medía 624 μm y Ramazzotti y Maucci (1983) encontraron individuos de hasta 800 μm ; tanto la media como el valor máximo alcanzado por los ejemplares de la Sierra superan estos valores.

4.- Autoecología

Macrobiotus recens apareció en intervalos de temperatura y velocidad media del viento de una amplitud similar a los encontrados en la totalidad del estudio (Tabla 5.3.91). Se encontró en puntos de muestreo con elevadas altitudes, y en muestras con poco peso seco y a poca distancia del suelo (Tabla 5.3.91), si se comparan con los obtenidos en el conjunto del estudio.

La especie se ha hallado principalmente en pastizales (Tabla 5.3.91).

En primavera se ha encontrado con *Milnesium tardigradum*, *Hypsibius convergens*, *Macrobiotus areolatus* y *Macrobiotus richtersi*, y en otoño con *Minibiotus furcatus*. Estaba sola, sin ninguna otra especie de tardígrado, en una muestra. Cohabitaba en la biocenosis, siempre con ácaros y nematodos, y casi siempre, con rotíferos y colémbolos.

Tabla 5.3.91: Valores de las variables ambientales en cada muestra donde ha aparecido *Macrobiotus recens*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
5.2	2020	Pastizal	HP	26	0	882	0	0,94	P	Césped
7.2	1640	Pastizal	HP	27	2,8	690	0	1,63	P	Césped + <i>Retama sphaerocarpa</i>
21.2	1280	Pastizal	MRP	15	0	179	3	2,21	P	<i>Polytrichum piliferum</i>
22.3	1160	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	25	4,0	630	10	0,81	P	<i>Homalothecium sericeum</i>
			MRO	22	1,6	78	10	0,78	P	<i>Homalothecium sericeum</i>

5.- Discusión

Macrobiotus recens pertenece al conjunto de especies del grupo *hufelandi* que tienen una armadura bucal completa y robusta (Tabla 5.3.70), que está formado por: *M. hufelandi*, *M. hibiscus*, *M. echinogenitus*, *M. persimilis*, *M. joanneae*, *M. macrocalix*, *Macrobiotus recens* y *M. andinus*. Esta última especie se diferencia del resto porque la banda de dientes posterior se une formando un anillo (Tabla 5.3.70). *Macrobiotus recens* se distingue de las otras especies porque las lúnulas del cuarto par de patas son mucho más grandes que las de los otros pares y tienen los márgenes irregulares (Tabla 5.3.70). Ya se ha comentado en otras especies del grupo *hufelandi* las dificultades que surgen al tratar de distinguir entre algunas de las especies que lo componen. Uno de los problemas se refiere a los intervalos de variabilidad de los caracteres utilizados para diferenciar las especies, que a menudo solapan, y un segundo problema hace referencia a la dificultad de observar dichos caracteres, bien por el tamaño de la estructura, bien porque hay ejemplares que quedan en posiciones inadecuadas para la observación de esos caracteres.

No ocurre lo mismo con los huevos, que se diferencian claramente del resto de los huevos de las otras especies del grupo *hufelandi*, ya que la morfología de las estructuras de los huevos de *Macrobiotus recens* son únicas en el grupo (Tablas 5.3.70 y 5.3.75).

6.- Distribución

Macrobiotus recens ha aparecido en Europa (la localidad tipo está en Francia), Asia, Norte América y Oceanía. Se ha encontrado en Portugal, en las regiones de Alto Alentejo, Beira Alta, Baja y Litoral, Duero Litoral, Estremadura, Miño, Ribatejo y Trás-os-Montes e Alto Duero (Maucci, 1979; Fontoura, 1981 y 1982; Maucci y Durante Pasa, 1984a y 1985), y en España, en las comunidades autónomas de Andalucía, Extremadura y Cataluña (Maucci y Durante Pasa, 1984a). Es la primera vez que se encuentra en la Comunidad de Madrid.

En la Figura 5.3.70 se detalla la distribución de la especie en la zona estudiada, que se concentra en dos regiones, una en el norte de la Sierra y otra en el centro-oeste.

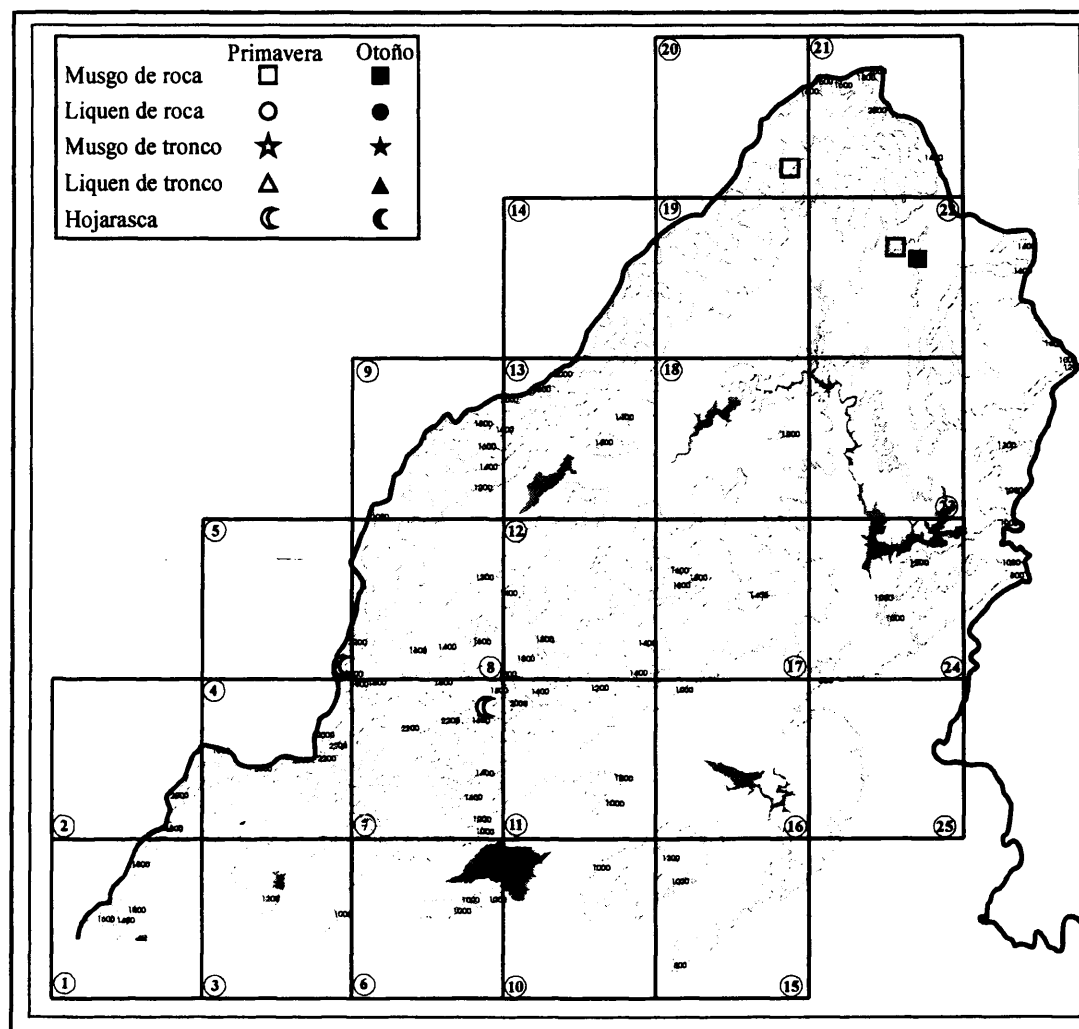


Figura 5.3.70: Distribución de *Macrobiotus recens* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.35.- *Macrobiotus richtersi* Murray, 1911

Sinonimias: *Macrobiotus harmsworthi* Thulin, 1911 (nec Murray)

Macrobiotus schultzei Greeff, 1966

Macrobiotus richerti Marcus, 1936 *partim*

Macrobiotus richtersi tipo I Petersen, 1951

Macrobiotus harmsworthi Hallas, 1972 *partim* (nec Murray)

1.- Descripción morfológica

La cutícula de los individuos de esta especie es generalmente lisa, aunque a veces presenta unos poros muy pequeños, que son elípticos y más densos en la región caudal. Son incoloros, aunque, a veces, los individuos viejos presentan pigmentación marrón.

La manchas oculares casi nunca están presentes; si aparecen, lo hacen en la zona anterior de la cabeza.

La apertura bucal está rodeada de una doble corona de lamelas. La armadura bucal está compuesta por una banda de dientes anterior, de varias filas de dientes, una banda posterior, constituida por una sola fila de dientes grandes, y el sistema de crestas transversales (Figura 5.3.71.A). Esta armadura bucal es robusta. El tubo bucal es uno de los más largos del género *Macrobiotus*, mide, al menos, el 20% de su longitud total (Ramazzotti y Maucci, 1983). Los estiletes son gruesos y robustos. El bulbo faríngeo es ovalado y contiene apófisis, 3 macroplacoides y microplacoides (Figura 5.3.71.B). Los macroplacoides tienen forma de bastoncillos (Figura 5.3.71.B). El primer y el segundo macroplacoide, que están muy juntos, suelen tener la misma longitud y el tercero es más largo. Los microplacoides son grandes y se localizan a bastante distancia del tercer macroplacoide (Figura 5.3.71.B).

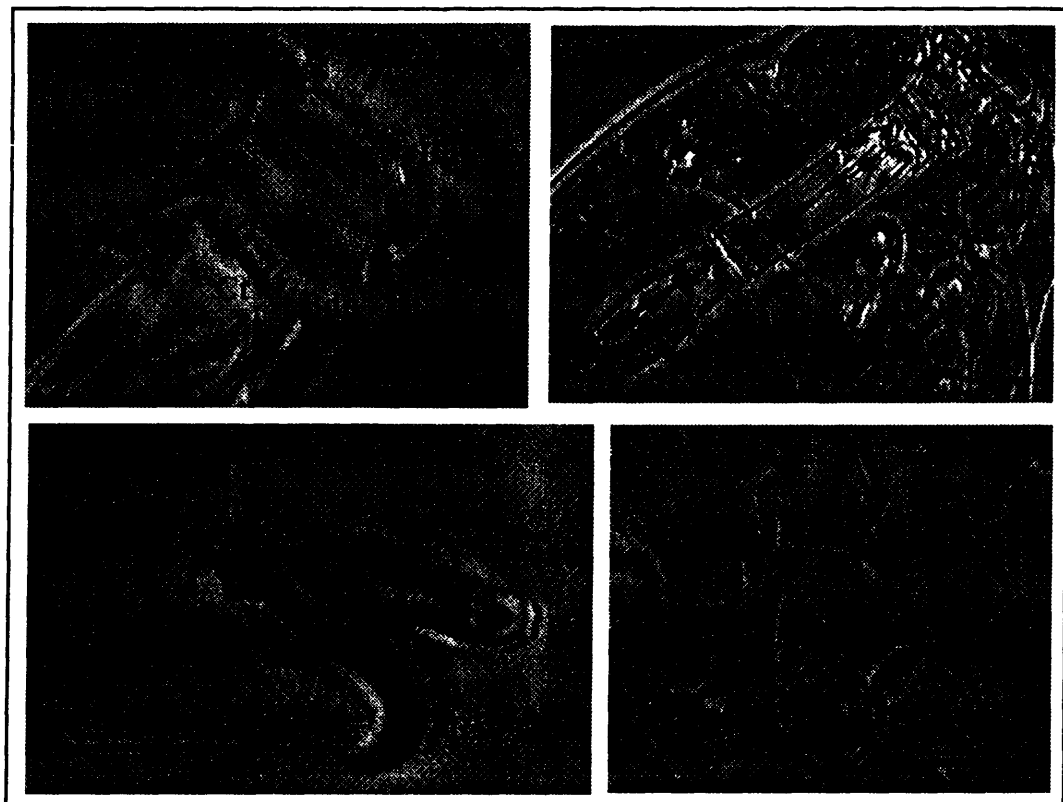


Figura 5.3.69: Imágenes de algunas estructuras de *Macrobiotus richtersi*. (A) Armadura bucal; (B) aparato bucofaríngeo; (C) diplouña del cuarto par de patas; y (D) estructura saliente de un huevo, rodeado por las áreas poligonales. Bda = banda de dientes anterior; Bdp = banda de dientes posterior; Ct = sistema de crestas transversales; M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; M3 = tercer macroplacoide; m = microplacoides; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; Pa = puntas accesorias; Lu = lúnulas. Barras = 0,01 mm.

Las diplouñas son de tipo *hufelandi* y robustas (Figura 5.3.71.C). Las ramas principales tienen puntas accesorias que son grandes (Figura 5.3.71.C). Las lúnulas suelen tener los márgenes lisos (Figura 5.3.71.C), aunque a veces, especialmente en individuos viejos, presentan márgenes irregulares.

Los huevos los ponen libres, es decir, no dentro de la exuvia. Las estructuras que hay en la superficie del huevo tienen forma tronco-cónica (Figura 5.3.71.D), aunque hay veces que son casi hemisféricas. El ápice puede terminar en una corona de papilas. La superficie de las estructuras del huevo presenta un diseño reticulado que se extiende a las áreas poligonales o redondeadas, que hay en la base de las estructuras (Figura 5.3.71.D).

2.- Material estudiado

Macrobiotus richtersi se ha encontrado en 55 puntos de muestreo (un 76% de todos los puntos de muestreo estudiados) y en 104 muestras, con hasta siete muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.92). Han aparecido 1.385 individuos en las 104 poblaciones (Tabla 5.3.92). Las muestras son de todos los hábitats y sustratos estudiados en este trabajo, aunque hay más número de muestras de hojarasca (Tabla 5.3.92). Se han podido sexar 14 hembras (que tenían huevos en formación en su interior) y 5 machos (con espermatozoides en las gónadas). Machos y hembras se han encontrado en hojarasca en primavera, y hojarasca y musgo de roca en otoño (Tabla 5.3.92).

Han aparecido 677 huevos asignables a esta especie, en muestras de MRP, MTP, LTP, HP, HO, MRO y MTO (Tabla 5.3.92). Hay ocho poblaciones en las que sólo se han encontrado los huevos como representantes de la especie *Macrobiotus richtersi*, y en dos de ellas el único representante que había en la muestra del *phylum* Tardigrada eran los huevos (Tabla 5.3.92).

3.- Variabilidad poblacional

El 82% de las poblaciones estudiadas tenían ejemplares que presentaban una armadura bucal completa y robusta. En un 5% de las poblaciones a los individuos sólo se les ha podido observar el sistema de crestas transversales y la banda de dientes posterior. Todos los ejemplares estudiados tenían la cutícula lisa, en ninguno se han observado poros. El 83% de las poblaciones tenían ejemplares con las lúnulas del cuarto par de patas lisas y en cuatro poblaciones había ejemplares con los márgenes irregulares. Los huevos tenían entre 7 y 22 estructuras por hemisferio, y entre 5 y 13 polígonos en la base de las estructuras.

Tabla 5.3.92: Número de individuos encontrados en cada muestra *Macrobiotus richtersi*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	15				28	12				1	27
1.3	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H						9				1	9
2.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	11				1	3					11
2.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	5					11				5	16
3.1	MR	1					2				4	3
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
3.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	35				16						35
3.3	MR	2										0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	4				3	30				4	34
4.3	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	9	2			3	5				4	14
5.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H										4	0
5.3	MR					1						0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
6.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	157	2	1		55	10				4	167

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
6.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	21				5	1					22
6.3	MR											0
	LR											0
	MT	4				5	12				3	16
	LT					1						0
	H											0
7.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	8				6	15				2	23
7.3	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	8				7	6					14
8.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	1				15						1
8.2	MR	1										1
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	6				5	18					24
8.3	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	9				3						9
9.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	10				46	55				5	65
9.2	MR						10	2	3		5	10
	LR											0
	MT	22				30						22
	LT											0
	H	cut				1						1
9.3	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	3				1						3
10.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H					1	3				4	3

Tabla 5.3.92 (Continuación)

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
10.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2				1						3
11.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	5										5
11.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					5				3		5
11.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	3				1	3					6
12.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	25				13	177	6			55	202
12.3	MR	13				7	25				6	38
	LR											
	MT											
	LT											
	H					6						6
13.1	MR											0
	LR											0
	MT	2				5						7
	LT											0
	H	12				4						0
13.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	25				14						25
13.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H									1		0
15.1	MR											0
	LR											0
	MT	3				1						3
	LT											0
	H	55				64	67			18		122
15.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					2						0

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
16.1	MR	6				1						6
	LR											
	MT											
	LT											
	H	17				6						17
16.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	3				2						3
17.1	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H	6				4						6
17.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	6				4	2					8
18.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	5	1				11			4		16
18.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						47			4		47
18.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2					6					8
19.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					1						0
19.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	3					81		1	52		84
20.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						3					3
20.2	MR											0
	LR						1					1
	MT											
	LT											
	H	3					2					3

Tabla 5.3.92 (Continuación)

Pto	Mstr	Primavera				Otoño				Total
		T	He	Ma	J	He	Ma	J	He	
20.3	MR									0
	LR									
	MT									
	LT									
	H	8				1	1			9
21.1	MR									0
	LR									
	MT									
	LT									
	H					5			3	5
21.2	MR									0
	LR									
	MT									
	LT									
	H	5				2	2			5
21.3	MR					1				0
	LR									0
	MT									0
	LT									0
	H	1								1
22.1	MR									0
	LR									
	MT									
	LT									
	H	1								1
22.2	MR	33				35			7	33
	LR	1								1
	MT									
	LT	1				2				3
	H	26				30	32		1	58
22.3	MR	2								2
	LR									
	MT									
	LT									
	H	11				3				11
24.1	MR	5				5				10
	LR									
	MT									
	LT									
	H	13	1			7	13		1	26
24.2	MR									0
	LR									
	MT									
	LT									
	H	7				5				7
24.3	MR									0
	LR									0
	MT									
	LT									0
	H	1								1
25.2	MR					14			16	14
	LR									
	MT									
	LT									
	H	9				11	16		7	25
N° Puntos Total		N° muestras estudiadas		N° ejemplares Primavera		N° ejemplares Otoño		Total		
55		104		653		732		1385		

El 85% de los ejemplares estudiados no presentaban manchas oculares, el 2% sí las presentaba, y en un 13% no se ha podido determinar su presencia o su ausencia.

Los individuos de *Macrobiotus richtersi* estudiados tenían una longitud total media de 889 μm , con una desviación estándar de 331 μm , un valor mínimo de 275 μm y uno máximo de 1.914 μm . El intervalo de longitud encontrado por Ramazzotti y Maucci (1983) era entre 500 y 1.000 μm , cuya amplitud es más pequeña que la encontrada en los ejemplares de la Sierra.

4.- Autoecología

Macrobiotus richtersi apareció en intervalos de altitud, temperatura, velocidad media del viento, luminosidad y peso seco del material recogido de igual amplitud que los encontrados en la totalidad del estudio (Tabla 5.3.93). Sin embargo, la especie solía encontrarse en muestras que estaban cerca del suelo (Tabla 5.3.93).

Macrobiotus richtersi se ha encontrado en robledales y encinares principalmente, aunque también apareció con frecuencia en pinares de *Pinus sylvestris* y de *Pinus pinea*, y en sus acículas (Tabla 5.3.93).

Tabla 5.3.93: Valores de las variables en las muestra donde ha aparecido *Macrobiotus richtersi*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.2	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	21	0	378	0	0,35	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	22	0	38	0	0,44	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
1.3	1020	<i>Quercus rotundifolia</i>	HO	22	0	286	0	1,48	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
2.1	1200	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	18	2,1	100	0	0,26	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			HO	22	0	18	0	2,11	P	<i>Pinus sylvestris</i>
2.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	0	64	0	0,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	19	0	17	0	0,80	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
3.1	1020	<i>Alnus glutinosa</i>	MRP	20	0	16	30	1,04	SO	<i>Grimmia trichophylla</i>
			MRO	20	0	25	30	0,80	SO	<i>Grimmia trichophylla</i>
3.2	1180	<i>Pinus nigra</i>	HP	27	2,8	960	0	2,55	P	<i>Pinus nigra</i>
3.3	1160	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	16	3,1	494	0	0,81	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			MRP	17	2,1	580	0	1,77	P	<i>Grimmia laevigata</i> + <i>Ceratodon purpureus</i>
			HO	21	0,2	207	0	1,48	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
4.3	1240	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	25	0	444	0	0,45	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	21	0	19	0	1,70	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
5.2	2020	Pastizal	HO	26	0	882	0	0,92	P	Césped
5.3	2240	Afloramiento rocoso	MRP	21	0	15	93	0,76	S	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>
6.1	940	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	21	0	50	0	0,88	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			HO	23	0	76	0	1,52	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
6.2	920	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	26	0	234	0	0,99	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			HO	20	0	9	0	0,98	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
6.3	960	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Juniperus communis</i>	MTP	21	3,8	45	7	0,60	E	<i>Racomitrium heterostichum</i>
			LTP	20	1,5	37	10	0,14	O	<i>Parmelina tiliacea</i>
			MTO	25	0,1	26	7	3,48	E	<i>Racomitrium heterostichum</i>
7.1	1040	Afloramiento rocoso	HP	23	0	58	0	0,45	P	Césped + <i>Cistus ladanifer</i>
			HO	27	0	74	0	1,10	P	Césped + <i>Cistus ladanifer</i>
7.3	960	<i>Pinus pinea</i>	HP	25	0	15	0	1,38	P	<i>Pinus pinea</i>
			HO	26	0	390	0	1,57	P	<i>Pinus pinea</i>
8.1	1480	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	25	1,1	830	0	1,66	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			MRP	21	2,1	72	18	0,42	P	<i>Homalothecium sericeum</i>
			HO	13	0	9	0	1,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
8.3	1440	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	HP	21	1,5	114	0	1,04	P	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>
9.1	1120	Pastizal	HP	26	0	830	0	1,01	P	Césped
			HO	25	0	172	0	1,01	P	Césped
9.2	1120	Pastizal	MRP	19	0	43	46	0,86	N	<i>Homalothecium sericeum</i>
			HP	18	0	21	0	0,95	P	<i>Fraxinus angustifolia</i>
			MRO	26	0	83	46	0,60	N	<i>Homalothecium sericeum</i>
9.3	1160	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	24	0	532	0	0,32	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
10.1	980	<i>Pinus pinea</i>	HO	17	0	26	0	0,76	P	<i>Pinus pinea</i>
10.2	840	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	22	1,8	49	0	0,68	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			HO	20	0	21	0	1,07	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
11.1	1260	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	15	1,5	95	0	2,75	P	<i>Pinus sylvestris</i>
11.2	960	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Juniperus communis</i>	HO	20	0	90	0	0,62	P	<i>Juniperus comunis</i>
11.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	1,8	630	0	0,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	18	0	200	0	0,94	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	20	0	14	0	2,31	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	22	0	8	0	0,70	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
12.3	1360	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	12	2,0	76	31	0,51	P	<i>Hypnum cupressiforme</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
			HO	19	0	7	0	0,85	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			MRO	20	0	9	31	0,80	P	<i>Hypnum cupressiforme</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>

Tabla 5.3.93 (Continuación)

Pto	Alt	Veg	Matr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
13.1	1120	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	1,8	280	0	1,29	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			MTP	22	4,7	127	6	0,69	E	<i>Leucodon sciuroides</i>
			MTO	21	0	170	6	0,75	E	<i>Leucodon sciuroides</i>
13.2	1520	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	15	0	31	0	1,74	P	<i>Pinus sylvestris</i>
13.3	1060	<i>Quercus rotundifolia</i> +	HP	20	1,2	297	0	3,82	P	<i>cupressus sp</i>
			HO	26	0	453	0	2,08	P	<i>cupressus sp</i>
15.1	760	<i>Juniperus communis</i>	HP	24	0	70	0	1,81	P	<i>Juniperus communis</i>
			MTP	25	0,9	59	2	1,21	NO	<i>Orthotrichum lyelli</i>
			HO	27	0	110	0	1,95	P	<i>Juniperus communis</i>
15.3	740	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	22	0	44	0	1,39	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
16.1	880	Matorral xerófilo	HP	18	0	190	0	1,16	P	<i>Isothecium myosuroides</i> +
			MRP	18	0	100	10	0,52	P	<i>Tortella tortuosa</i>
16.3	880	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	24	0	300	0	1,77	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
17.1	1120	Afloramiento rocoso con	HP	20	0	138	0	1,84	P	<i>Cistus ladanifer</i>
17.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	0	575	0	0,83	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	18	0	19	0	1,67	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
18.1	1040	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	19	2,2	54	0	1,46	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			HO	18	1	32	0	0,46	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
18.2	1060	<i>Quercus rotundifolia</i>	HO	15	0,9	50	0	0,97	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
18.3	1120	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	20	0	88	0	0,56	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	21	0	33	0	1,04	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
19.2	1160	<i>Pinus pinea</i>	HP	24	0	18	0	1,32	P	<i>Pinus pinea</i>
19.3	1220	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	0	35	0	1,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	18	0	6	0	0,91	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
20.1	1420	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex</i>	HO	15	0	0,3	0	1,27	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex</i>
20.2	1240	<i>Retama sphaerocarpa</i>	HP	17	0	34	0	1,05	P	<i>Retama sphaerocarpa</i>
			LRO	15	0	50	49	0,70	P	<i>Pseudovernia furfuracea</i>
20.3	1400	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	20	0	49	0	0,78	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			HO	14	0	12	0	0,47	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
21.1	1560	<i>Pinus sylvestris</i>	HO	12	1,5	2	0	1,51	P	<i>Pinus sylvestris</i>
21.2	1280	Pastizal	HP	18	0	103	0	0,88	P	<i>Isothecium myosuroides</i> +
			HO	16	0,1	425	0	1,06	P	<i>Isothecium myosuroides</i> +
21.3	1400	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Pinus</i>	HP	15	0	7	0	0,60	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Pinus</i>
			MRP	15	0	12	50	0,71	N	<i>Rosulabryum capillare</i>
22.1	1280	Matorral xerófilo	HP	23	1,1	163	0	1,64	P	Césped
22.2	1000	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	25	1,1	80	0	1,86	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			LRP	26	1,6	82	36	0,95	O	<i>Cladonia foliacea</i>
			LTP	25	1,9	80	34	0,24	O	<i>Evernia prunastri</i>
			MRP	26	1,6	130	30	1,08	O	<i>Hypnum cupressiforme</i> +
			HO	21	0	47	0	0,89	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			LTO	21	0	41	15	0,26	N	<i>Parmelina tiliacea</i>
22.3	1160	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRO	22	0	77	30	0,35	O	<i>Hypnum cupressiforme</i>
			HP	25	4,0	1050	0	0,46	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
24.1	880	<i>Pinus pinea</i>	MRP	25	4,0	630	10	0,81	P	<i>Homalothecium sericeum</i>
			HP	25	0	128	0	1,33	P	<i>Pinus pinea</i>
			MRP	24	1,1	130	28	1,41	P	<i>Tortella tortuosa</i>
			HO	19	0	47	0	0,79	P	<i>Pinus pinea</i>
24.2	880	<i>Alnus glutinosa</i>	MRO	19	0	170	28	0,62	P	<i>Tortella tortuosa</i>
			HP	21	1,3	200	0	4,18	P	<i>Alnus glutinosa</i>
24.3	1000	<i>Cistus ladanifer</i>	HP	22	0	125	0	0,86	P	<i>Cistus ladanifer</i>
25.2	760	<i>Juniperus communis</i>	HP	20	1,0	96	0	1,94	P	<i>Juniperus communis</i>
			HO	17	0	140	0	0,38	P	<i>Juniperus communis</i>
			MRO	18	0	161	14	0,61	N	<i>Racomitrum heterostichum</i>

La especie apareció en casi la mitad de las muestras con *Milnesium tardigradum* y, con algo menos de frecuencia, con *Hypsibius dujardini*, *Hypsibius convergens*, *Ramazzottius oberhaeuseri* y *Macrobiotus pallarii*. *Macrobiotus richtersi* se ha hallado en 6 muestras, de hojarasca, liquen de tronco y musgo de tronco, sin ninguna otra especie del *phylum* Tardigrada. La biocenosis la compartía siempre con ácaros, nematodos y rotíferos, en algo más de la mitad de las muestras estaba con colémbolos, y en un cuarto de las muestras con larvas de quironómido.

5.- Discusión

Macrobiotus richtersi pertenece al conjunto de especies del grupo *richtersi* que tienen los microplacoides muy separados del tercer macroplacoide, que está formado por *Macrobiotus richtersi*, *M. lorenae*, *M. vanescens* y *M. peteri* (Tabla 5.3.94). La especie resulta, en general, fácilmente identificable, aún en ausencia de huevos, por la forma y disposición de los placoides (Tabla 5.3.94). *Macrobiotus richtersi* se diferencia además de *M. peteri* porque esta última tiene unas puntas accesorias más desarrolladas y unas diplouñas y lúnulas más pequeñas (Tabla 5.3.94). *M. lorenae* y *M. vanescens* tienen el primer macroplacoide más grande que el segundo, mientras que *Macrobiotus richtersi* los tiene de la misma longitud. Las lúnulas de todas las patas son de mayor tamaño en *Macrobiotus richtersi* (Tabla 5.3.94).

M. areolatus, otra especie del grupo *richtersi* que ha aparecido en este trabajo, se diferencia de *Macrobiotus richtersi* porque no posee microplacoides o son muy pequeños (Tabla 5.3.94). *M. harmsworthi*, otra especie del grupo *richtersi* que se ha encontrado en este trabajo, tiene los microplacoides más grandes y están más cerca del tercer macroplacoide, y los macroplacoides presentan longitudes casi iguales, mientras que *Macrobiotus richtersi* tiene los microplacoides alejados del tercer macroplacoide y este macroplacoide es más grande que los otros dos (Tabla 5.3.94). Estas diferencias parecen ser un argumento suficiente para mantener a estas tres especies como tales (Ramazzotti y Maucci, 1983), en vez de sinonimizarlas (Hallas, 1972).

Los huevos de *Macrobiotus richtersi* tienen unas estructuras que son totalmente distintas a las de los huevos de *M. peteri*, *M. lorenae* y *M. vanescens* (Tabla 5.3.94). Sin embargo, la estructuras de los huevos de esta especie se parecen a las de los huevos de *M. harmsworthi*, *M. areolatus* y *M. pallarii* (Tablas 5.3.70 y 5.3.94). Los huevos de *M. harmsworthi* no tienen polígonos en la base de las estructuras, a diferencia de

Tabla 5.3.94: Diferencias y semejanzas entre las especies de *Macrobiotus* grupo *richersi*, que tienen los microplacoides lejos del tercer macroplacode, que han aparecido en este trabajo (en negrita) y otras cercanas a ellas. 1 = información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983; 2 = información obtenida de Biserov, 1996b; 3 = información obtenida de Pilato, Binda y Catanzaro, 1991a; 4 = información obtenida de Pilato, Binda y Claxton, 1989. G = grande; In = intermedio; Pe = pequeño; * = Tamaño relativo (TR) de los tres macroplacoides, M1, primer macroplacode, M2, segundo macroplacode y M3, tercer macroplacode: TR1 = M1=M2<M3; TR2 = M2<M1<M3; TR3 = M2<M1<M3; TR4 = M2<M3<M1; TR5 = M1=M2 M3. ¿? = información no disponible. PI a PIII = los tres primeros pares de patas; PIV = cuarto par de patas; L = lisa; I = irregular; ** Armadura bucal formada por: 3 = cresta transversal + banda de dientes posterior + banda de dientes anterior; R = robusta; PR = fina, poco robusta. Forma de las estructuras de los huevos: H1 = tronco-cónica; H2 = hemisférica; H3 = cónico-bulbosa; H4 = cónica. Ápices de las estructuras: R = redondeado; A = alargado; Ci = cilíndrico; VP = varias puntas; P = puntiagudo. Superficie de los huevos y superficie del huevo: Re = reticulada; Pli = con pliegues; Pol = con pliegues; Pol ¿? = con polígonos.

	<i>M. richersi</i> ¹	<i>M. lorenae</i> ²	<i>M. vanescens</i> ³	<i>M. petersi</i> ⁴	<i>M. areolatus</i> ¹	<i>M. harmsworthi</i> ¹
Distancia M3 a microplacode	G	G	G	G	Pe	Pe
TR M1, M2 y M3*	TR1	TR2	TR2-3-4	TR1	TR2	TR5
Lúnulas PIV	L/I G	L/I In	L Pe	L Pe	L/I In	L ¿?
Lúnulas PI a PIII	L G	L Pe	L Pe	L Pe	L In	L ¿?
Armadura bucal**	3R	3R	3R	3PR	3R	3R
Tamaño microplacode	G	G	In	G	A/Pe	G
Estructuras de los huevos	H1/H2	H3	H3	H4	H3	H3
Ápice de estructuras huevos	R	A	Ci	VP	P	A
Superficie estructuras huevos	Re	Pli	Re	Pol	Re	Re
Superficie huevo	Pol	Pol	Pol	Pol	Pol	¿?

Macrobiotus richtersi que sí los tiene (Tabla 5.3.94 y Figura 5.3.48). Las estructuras de *M. areolatus* son más bulbosas y terminan en un triángulo invertido o en punta, a diferencia de las de *Macrobiotus richtersi* (Tabla 5.3.94 y Figura 5.3.48). Los huevos de *Macrobiotus richtersi* y *M. pallarii* son parecidos, pero las estructuras de *M. pallarii* terminan en un estrechamiento con el ápice alargado, que *Macrobiotus richtersi* no presenta (Tablas 5.3.70 y 5.3.94 y Figura 5.3.48).

6.- Distribución

Macrobiotus richtersi se ha citado en Europa (la localidad tipo se encuentra en Clare Island, Irlanda), Asia, el continente americano, África y Oceanía; se considera una especie cosmopolita (McInnes, 1994). Se ha encontrado en Andorra (Lewin Osorios, 1984; Maucci y Durante Pasa, 1984a), en Portugal, en las regiones de Algarve, Alto y Bajo Alentejo, Beira Alta, Baja y Litoral, Miño, Ribatejo y Tras os Montes y Alto Duero (Da Cunha, 1948; Fontoura, 1981; Maucci y Durante Pasa, 1984a y 1985), y en España, en las comunidades autónomas de Cataluña, Navarra y Asturias (Rodríguez Roda, 1946 y 1952; Lewin Osorio, 1984; Maucci, 1991). Es la primera vez que se encuentra en la Comunidad de Madrid.

La distribución de esta especie en el área estudiada se presenta en la Figura 5.3.72, donde se observa que está muy extendida; de hecho, aparece en todas las cuadrículas estudiadas salvo en la número 23, situada en centro-este de la Sierra.

5.3.3.36.- *Macrobiotus sandrae* Bertolani y Rebecchi, 1993

1.- Descripción morfológica

La cutícula de los individuos de esta especie tiene poros, cuyo diámetro máximo es de 3 μm (Bertolani y Rebecchi, 1993).

Tienen manchas oculares en la región cefálica.

La banda de dientes anterior de la armadura bucal no es visible al microscopio óptico, y la banda de dientes posterior es muy fina y apenas visible. Las tres crestas transversales, dorsales y ventrales, son visibles y nunca se fusionan (Figura 5.3.73.A). El bulbo faríngeo contiene apófisis, 2 macroplacoides, con forma de bastoncillo y relativamente pequeños, y microplacoides (Figura 5.3.73.B). El primer macroplacoide tiene un estrechamiento poco marcado y es más largo que el segundo.

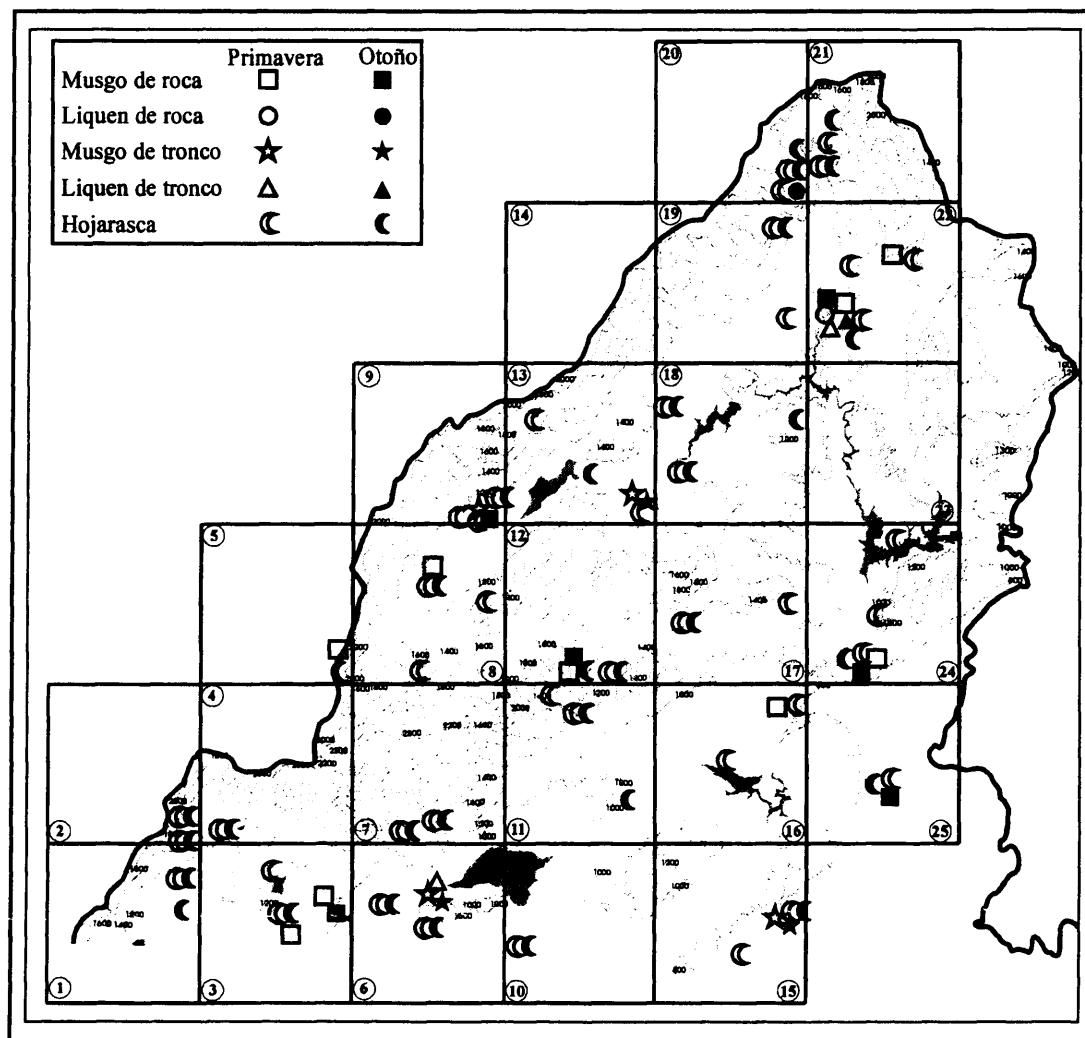


Figura 5.3.72: Distribución de *Macrobiotus richtersi* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

Las ramas principales de las diplouñas tienen puntas accesorias. Las lúnulas son más grandes en el cuarto par de patas (Figura 5.3.73.C). Son lisas en los tres primeros pares de patas y tienen dientes pequeños en el cuarto par de patas.

Los huevos tienen unas estructuras con forma de cáliz invertido, que a veces adoptan la forma de un carrete con hilo (Figura 5.3.73.D). La base de las estructuras tienen un diámetro un poco mayor o igual que el de los discos terminales. El disco terminal de las estructuras tiene los bordes lisos o irregulares pero nunca dentados, aunque al microscopio óptico parecen lisos (Figura 5.3.73.D) (Bertolani y Rebecchi, 1993). La cáscara del huevo entre las estructuras tiene poros distribuidos uniformemente y en la base de las estructuras hay una corona de poros de igual tamaño que el resto de los poros de la cáscara (Figura 5.3.73.D).

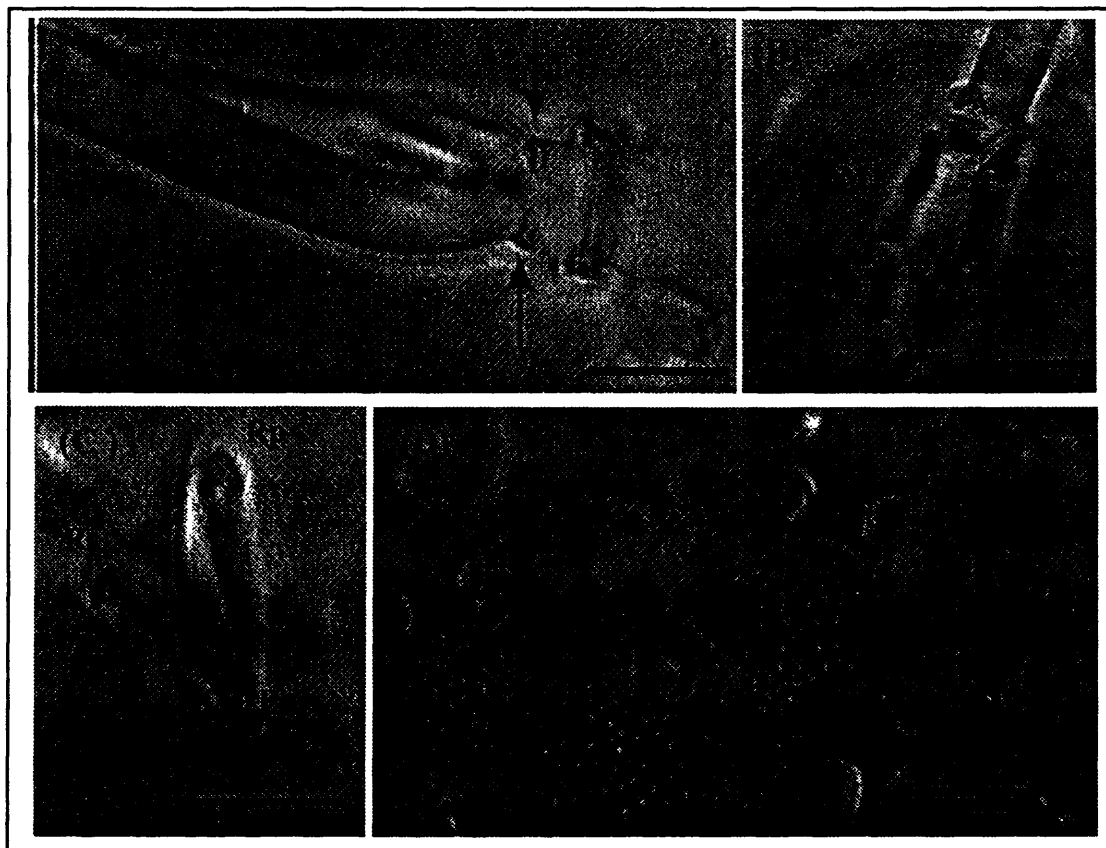


Figura 5.3.73: Imágenes de algunas estructuras de *Macrobiotus sandrae*. (A) Sistema de crestas transversales (señaladas con flechas) de la armadura bucal; (B) contenido del bulbo faringeo; (C) diplouña del cuarto par de patas; y (D) superficie de un huevo, estructuras salientes y poros alrededor. A = apófisis; M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; m = microplacoides; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; Pe = pedúnculo; Lu = lúnulas. Barras = 0,01 mm.

2.- Material estudiado

Esta especie ha aparecido en 17 puntos de muestreo y en 35 muestras, con una hasta cinco muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.95). Se han contabilizado 488 individuos en las 35 poblaciones de la Sierra, 5 de ellos hembras (con huevos formándose en su interior) y 36 machos (éstos se han podido identificar porque se han visto, por transparencia, espermatozoides repartidos por la gónada) (Tabla 5.3.95). Se han detectado muestras de todos los hábitats y sustratos estudiados, aunque había un mayor número en LR (Tabla 5.3.95). Los machos aparecieron en todos los hábitats y sustratos, y las hembras sólo en MTP (Tabla 5.3.95). Se han encontrado, además, 103 huevos asignables a esta especie, que aparecieron en todos los hábitats y sustratos estudiados (Tabla 5.3.95). En una población se hallaron cinco huevos de *Macrobiotus sandrae*, pero ningún individuo adulto (Tabla 5.3.95).

Tabla 5.3.95: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Macrobiotus sandrae*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.2	MR											0
	LR											0
	MT	9				4						9
	LT						22	1		2		22
	H											0
2.1	MR											0
	LR	1				4					5	1
	MT											0
	LT											0
	H											0
3.1	MR											0
	LR	46	1		15	22	2			9		68
	MT											0
	LT											0
	H											0
4.1	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H					20	1			9		20
4.2	MR											0
	LR											0
	MT	11	5									11
	LT	3										3
	H											0
6.3	MR											0
	LR	8				9	9				10	17
	MT											0
	LT											0
	H											0
7.2	MR						63			3		63
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
8.2	MR											0
	LR	5				3						8
	MT	14	2		2							14
	LT					3	1		2			0
	H											0
9.2	MR											0
	LR	2				2	1					3
	MT	2										2
	LT	28	7			9	1					37
	H											0

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
11.1	MR											0
	LR	5					62				6	67
	MT											0
	LT											0
	H											0
11.2	MR	36		3		10						36
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
13.1	MR											0
	LR											0
	MT	1										1
	LT						1		1			1
	H											0
17.1	MR											0
	LR	9		1		1	7		2		6	16
	MT											0
	LT											0
	H											0
18.1	MR											0
	LR	6					21					27
	MT											0
	LT											0
	H											0
19.1	MR											0
	LR						11		1			11
	MT											0
	LT											0
	H											0
21.3	MR											0
	LR	35		8		2						35
	MT											0
	LT											0
	H											0
23.1	MR											0
	LR	3		2		1	8		2		1	11
	MT											0
	LT	2										2
	H											0
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
17	35	226					262					488

3.- Variabilidad poblacional

En un 34% de las poblaciones hubo individuos en los que se han observado márgenes dentados en las lúnulas del cuarto par de patas; en el resto las poblaciones los ejemplares las tenían irregulares. En un 52% de las poblaciones estudiadas se ha observado el sistema de crestas transversales de la armadura bucal y la banda de dientes pos-

terior, en el resto la banda de dientes posterior no se ha detectado. En ningún ejemplar se ha observado la banda de dientes anterior.

Un 49% de los individuos estudiados no tenían manchas oculares, un 45% sí las presentaban, y en un 6% no se ha podido determinar su ausencia o su presencia.

La longitud total media de los ejemplares de la Sierra fue 702 μm , con una desviación estándar de 209 μm , un límite inferior de 252 μm y uno superior de 1.375 μm . Bertolani y Rebecchi (1993) encontraron un intervalo de longitud total desde 155 hasta 511 μm , unos límites inferior y superior por debajo de los de la Sierra.

4.- Autoecología

Macrobiotus sandrae se ha encontrado en puntos de muestreo con altitudes medias, y en muestras con intervalos de temperatura, velocidad media del viento, luminosidad y distancia hasta el suelo de igual amplitud que en la totalidad del estudio (Tabla 5.3.96).

Principalmente se ha encontrado en robledales y dehesas (Tabla 5.3.96).

En las muestras apareció siempre con algún miembro del grupo *Echiniscis blumi-canadensis*, principalmente con *Echiniscus trisetosus* y *Echiniscus blumi*, y algunas veces con *Milnesium tardigradum*. En 6 muestras, de liquen y musgo de tronco, apareció sin ninguna otra especie de tardígrado. Compartía la biocenosis, siempre, con ácaros, nematodos y rotíferos, y en más de la mitad de las muestras con colémbolos.

5.- Discusión

Macrobiotus sandrae pertenece al conjunto de especies del grupo *hufelandi* que no tiene banda de dientes anterior en la armadura bucal (Tabla 5.3.75). En este conjunto de especies como en otras del grupo *hufelandi*, a veces resulta difícil diferenciar unas especies de otras. Ya se ha comentado en otras especies del grupo que aparecen en este trabajo, que hay dos problemas esenciales para su discriminación (la variabilidad y la dificultad de observación de ciertos caracteres). *Macrobiotus sandrae* se distingue de *M. terminalis* porque: tiene una armadura bucal poco desarrollada, las lúnulas del cuarto par de patas son claramente dentadas en *M. terminalis* e irregulares o lisas en *Macrobiotus sandrae* y la diferencia de tamaño entre las lúnulas del cuarto par de patas y las de los otros tres pares es mayor en *Macrobiotus sandrae* que en *M. terminalis* (Tabla 5.3.75). Los dientes de las lúnulas del cuarto par de patas son de distinta forma y de mayor tama-

Tabla 5.3.96: Valores de las variables en las muestra donde ha aparecido *Macrobiotus sandrae*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.2	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	MTP	21	0	35	10	0,78	NO	<i>Leucodon sciruoides</i>
			LTO	22	0	48	125	0,88	SE	<i>Parmelina tiliacea</i>
2.1	1220	Matarral xerófilo	LRP	26	0	125	35	0,78	O	<i>Lasallia pustulata</i>
3.1	1020	Pradera	LRP	20	0	25	25	0,32	SO	<i>Xanthoparmelia conspersa</i>
			LRO	20	0	19	39	0,27	SO	<i>Parmelia saxatilis</i>
4.1	1720	<i>Pinus nigra</i>	HO	14	0,6	22	0	1,44	P	<i>Pinus nigra</i>
4.2	1500	<i>Pinus sylvestris</i>	LTP	20	0	45	50	0,50	NE	<i>Peltigera canina</i>
			MTP	20	0	45	48	0,32	NE	<i>Hypnum cupressiforme</i>
6.3	960	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRP	22	2	90	9	0,54	E	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
			LRO	25	0	53	9	0,46	E	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
7.2	1640	Pastizal	MRO	25	0	292	19	0,71	N	<i>Orthotrichum lyelli</i>
8.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	LRP	21	2,1	75	18	0,48	P	<i>Parmelina tiliacea</i>
			MTP	21	1,1	72	107	0,59	NO	<i>Orthotrichum lyelli</i>
			LRO	13	0	86	18	0,70	P	<i>Parmelina tiliacea</i>
			LTO	13	0	6	113	0,53	NO	<i>Ramalina forinacea</i>
9.2	1120	Pradera	LRP	19	0	172	78	0,43	N	<i>Lecanora sp.</i>
			LTP	18	1,5	90	67	1,40	S	<i>Xanthoparmelia conspersa</i>
			MTP	18	1,5	62	40	0,98	S	<i>Tortula ruralis</i>
			LRO	26	0	57	70	0,13	NO	<i>Lecanora sp.</i>
			LTO	28	0	607	67	0,95	S	<i>Pseudoevernina fufuracea</i>
11.1	1260	<i>Pinus sylvestris</i>	LRP	16	1,5	18	54	0,23	S	<i>Parmelia sulcata</i>
			LRO	17	0	8	26	0,32	S	<i>Parmelia sulcata</i>
11.2	960	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	27	1,5	536	80	1,95	N	<i>Grimmia laevigata</i>
13.1	1120	<i>Quercus pyrenaica</i>	MTP	22	4,7	127	6	0,69	E	<i>Leucodon sciruoides</i>
			LTO	21	0	93	30	0,26	E	<i>Parmelina tiliacea</i>
17.1	1120	<i>Cistus ladanifer</i>	LRP	20	0	259	25	0,75	S	<i>Lecanora sp.</i>
			LRO	20	0	705	25	0,19	S	<i>Lecanora sp.</i>
18.1	1040	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRP	21	0	499	3	0,48	P	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
			LRO	20	1,2	321	3	0,41	P	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
19.1	1040	Pradera	LRO	24	0	558	130	0,56	S	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
21.3	1460	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	LRP	15	0	13	91	0,73	N	<i>Parmelia sulcata</i>
23.1	920	<i>Pinus pinea</i>	LRP	17	0	395	12	0,26	SE	<i>Physcia tenella</i>
			LTP	18	0	69	20	0,23	N	<i>Evernia prunastri</i>
			LRO	18	0,2	16	12	0,41	P	<i>Physcia aipoli</i>

ño en *M. serratus*, respecto a las de *Macrobiotus sandrae* (Tabla 5.3.75). Se diferencia de *M. diversus* y *M. drakensbergi* porque estas especies no tienen banda de dientes posterior (Tabla 5.3.75); y de *M. kurasi* y *M. lissostomus* porque no tienen el sistema de crestas transversales (Tabla 5.3.75).

Los huevos de *Macrobiotus sandrae* se diferencian de los de las otras especies que tienen huevos con estructuras con forma de cáliz invertido (a saber, *M. hufelandi*, *M. hibiscus*, *M. hyperboreus*, *M. sapiens*, *M. biserovi*, *persimilis*, *joanneae*, *M. andinus*, *M. sandrae*, *M. terminalis*, *M. patagonicus* y *M. diversus*), porque el borde de los discos terminales es liso y porque la cáscara de los huevos presenta poros uniformemente repartidos y de igual tamaño que la corona de poros en la base de las estructuras (Tablas 5.3.70 y 5.3.75 y Figura 5.3.55). Los poros de la base de las estructuras en *M. terminalis*, otra especie que aparece en este trabajo, son de mayor tamaño que los del resto de la cáscara, lo que la diferencia de *Macrobiotus sandrae*, y el borde del disco terminal es denta-

do en *M. terminalis* (Tabla 5.3.75). *M. macrocalix* tiene las estructuras más grandes que *Macrobiotus sandrae* (Tablas 5.3.70 y 5.3.75 y Figura 5.3.55). *M. hufelandi* tiene el borde del disco terminal dentado (como la rueda de los relojes) (Tablas 5.3.70 y 5.3.75 y Figura 5.3.55).

6.- Distribución

Macrobiotus sandrae ha aparecido en Europa (la localidad tipo está en Alemania) y en Asia. Es la primera vez que aparece en la Península Ibérica, Islas Baleares, Islas Canarias e Islas Chafarinas.

En la Figura 5.3.74 se detalla la distribución de la especie en la zona estudiada, donde aparece bastante extendida, salvo en la región sudeste.

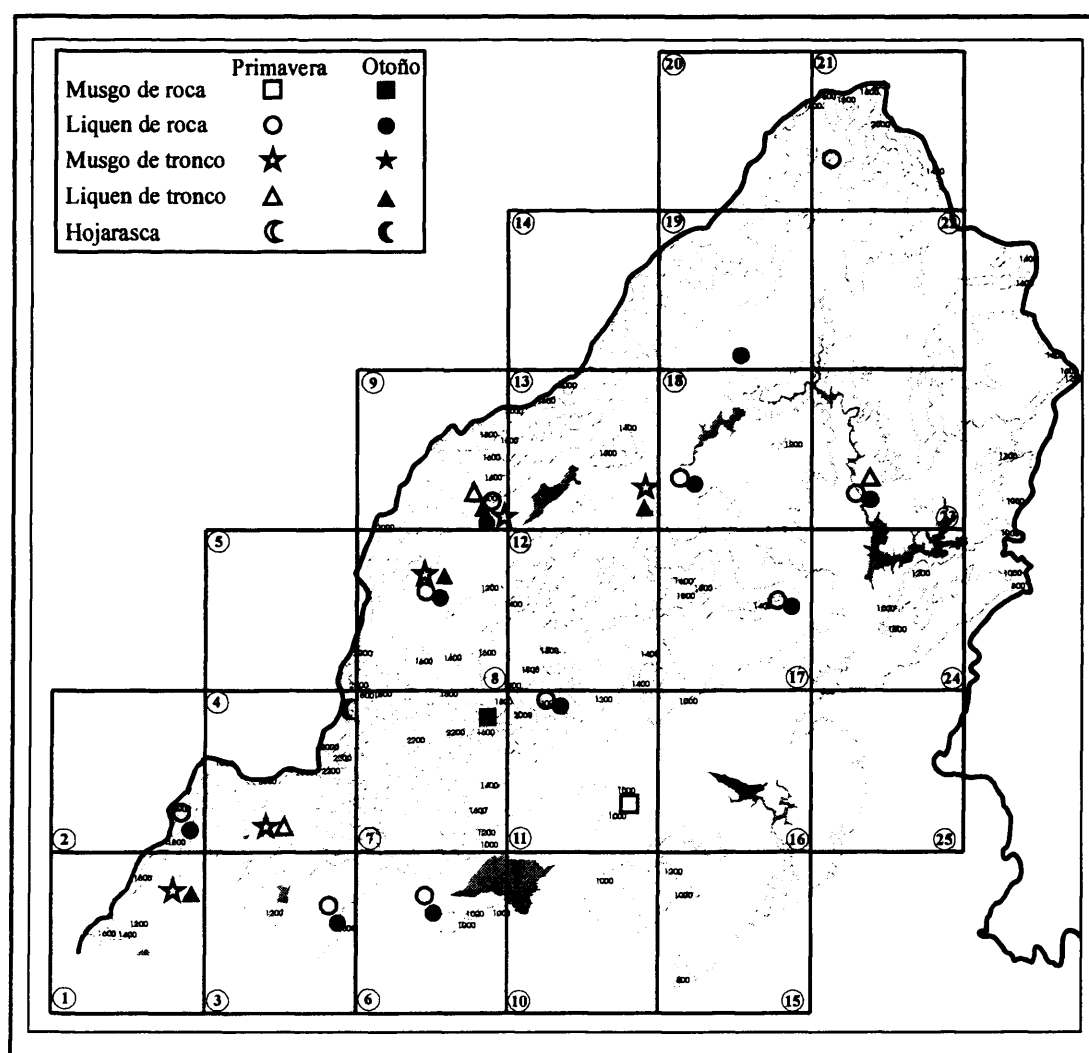


Figura 5.3.74: Distribución de *Macrobiotus sandrae* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.37.- *Macrobiotus terminalis* Bertolani y Rebecchi, 1993

1.- Descripción morfológica

La cutícula de los ejemplares de *Macrobiotus terminalis* tiene poros pequeños (Figura 5.3.75.A), cuyo diámetro máximo es de hasta 2,6 μm (Bertolani y Rebecchi, 1993).

Las manchas oculares están presentes en la región cefálica.

La armadura bucal no tiene banda de dientes anterior, al menos visible en el microscopio óptico, pero sí tiene una banda de dientes posterior evidente, formada por dientes finos, y el sistema de crestas transversales; las crestas dorsales son alargadas y las crestas ventrales cortas (Figura 5.3.75.B). El tubo bucal tiene un tamaño medio, en el holotipo (que mide 494,3 μm) la longitud del tubo bucal es 41,5 μm y el diámetro interno, 5,2 μm (Bertolani y Rebecchi, 1993). El bulbo faríngeo contiene apófisis robustas, 2 macroplacoides, con forma de bastoncillo, y los microplacoides (Figura 5.3.75.C). El primer macroplacoide es más largo que el segundo (Figura 5.3.75.C). El primero tiene un estrechamiento poco marcado y el segundo una constricción subterminal (Figura 5.3.75.C).

La diplouñas son de tipo *hufelandi* (Figura 5.3.75.D). Las ramas principales tienen puntas accesorias que son evidentes (Figura 5.3.75.D). Las lúnulas son más grandes en el cuarto par de patas, donde presentan márgenes con dientes pequeños; estos dientes a veces también se ven en las lúnulas de las otras patas.

Los huevos tienen estructuras con forma de cáliz invertido. Las estructuras tienen un tamaño entre 4,6 y 6,0 μm (Bertolani y Rebecchi, 1993). El disco terminal de las estructuras tiene el diámetro un poco más pequeño que el de la base de las estructuras. El borde del disco terminal presenta márgenes dentados (Figura 5.3.75.E), aunque no muy marcados. La cáscara de los huevos, entre las estructuras, presenta unos poros distribuidos uniformemente (Figura 5.3.75.F). En la base de las estructuras hay un anillo de poros redondos o un poco alargados, de mayor tamaño que los que hay en el resto de la cáscara.

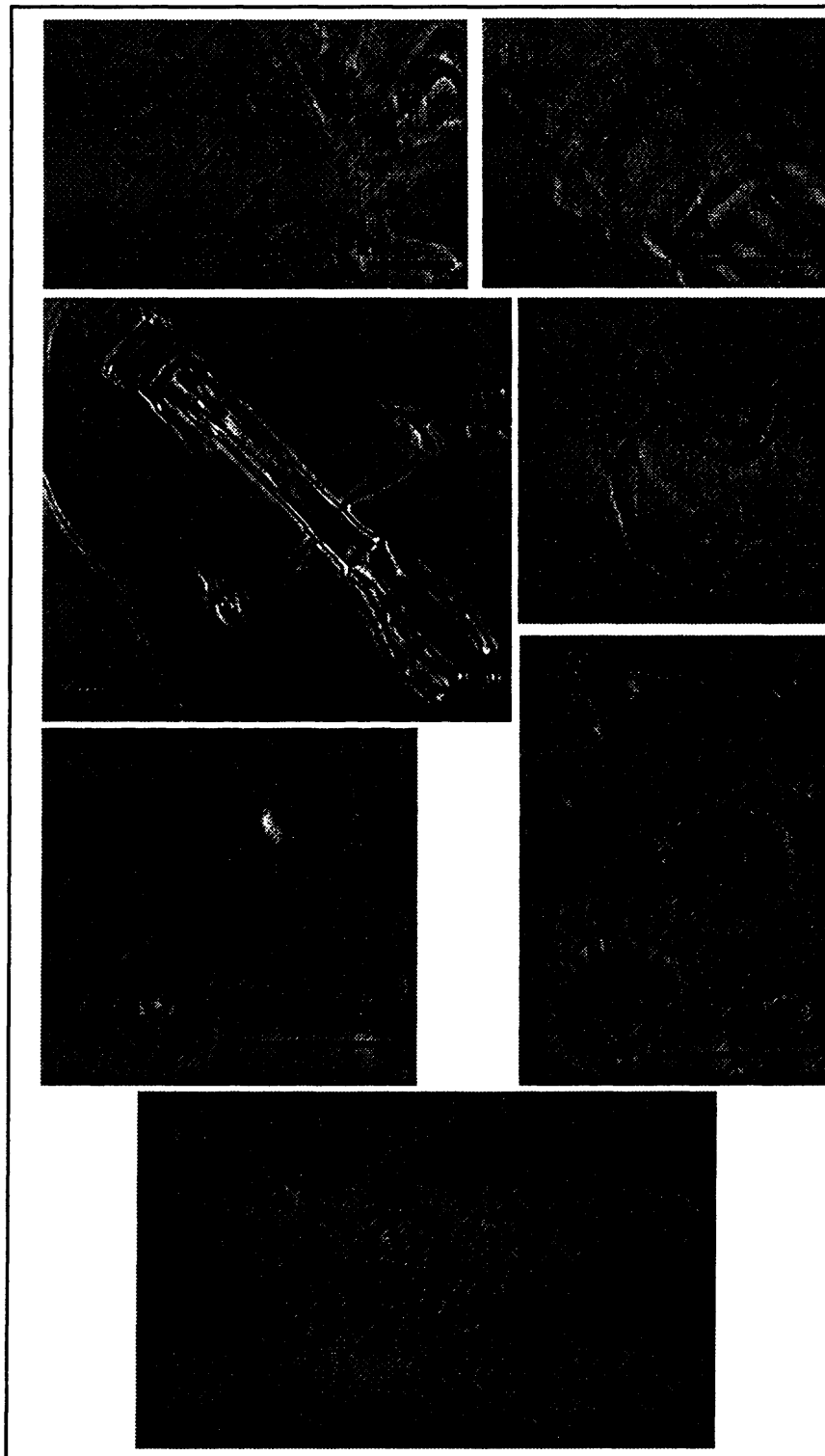


Figura 5.3.75: Imágenes de algunas estructuras de *Macrobiotus terminalis*. (A) Detalle de los poros de la cutícula (señalados con flechas); (B) armadura bucal; (C) aparato bucofaringeo; (D) diplouña del segundo par de patas, señaladas las puntas accesorias con flechas; (E) borde del disco de las estructuras de los huevos; (F) poros de la superficie de un huevo; y (G) espermatozoides (señalados con flechas) en las gónadas de un macho. Bdp = banda de dientes posterior; Ct = sistema de crestas transversales; M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; m = microplacoides. Barras = 0,01 mm.

2.- Material estudiado

Macrobiotus terminalis ha aparecido en 40 puntos de muestreo y en 85 muestras, con una hasta cinco muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.97). Se han contabilizado 1.393 individuos en las 85 poblaciones, de los que 26 eran hembras (con huevos formándose en su interior) y 145 machos (Tabla 5.3.97), a los que se vió por transparencia los espermatozoides repartidos por las gónadas (Figura 5.3.75.G). Las muestras fueron de todos los hábitats y sustratos estudiados en este trabajo, aunque la especie apareció en más muestras de musgo de roca (Tabla 5.3.97). Las hembras han aparecido en MRP, LRP, MRO y LTO, mientras que los machos estaban en muestras de HP, MRP, LRP, MRO y MTO (Tabla 5.3.97).

Se han encontrado, además, 208 huevos asignables a esta especie (Tabla 5.3.97). Éstos han aparecido en muestras de todos los hábitats y sustratos en primavera, y en otoño también, excepto en muestras de hojarasca (Tabla 5.3.97). Hubo dos muestras en las que sólo se han encontrado huevos y no han aparecido individuos de la especie; en una de estas muestras sólo apareció el huevo de *Macrobiotus terminalis*, no había ninguna otra especie o huevo de tardígrado (Tabla 5.3.97).

3.- Variabilidad poblacional

En un 71% de las poblaciones hubo individuos en los que se han observado el sistema de crestas transversales y la banda de dientes posterior. En el 73% de las poblaciones había ejemplares con las lúnulas del cuarto par de patas irregulares o dentadas, y en 7 poblaciones todos los individuos que las componían tenían las lúnulas dentadas. Hubo dos poblaciones en las que los ejemplares tenían estas lúnulas lisas. Se han encontrado dos tipos de huevos de *Macrobiotus terminalis*, la diferencia entre uno y otro era la densidad de poros en la superficie del huevo (Figura 5.3.55). Hubo un 71% de los huevos analizados que tenían la malla de poros densa y compuesta por poros de distintos tamaños, y en un 29% tenían menos densidad de poros y, además, presentaban el mismo tamaño entre ellos.

El 57% de los individuos analizados tenían manchas oculares, el 24% no y en un 13% no se ha podido determinar su ausencia o su presencia.

La longitud total media de los ejemplares estudiados de la Sierra fue 689 μm , con una desviación estándar de 179 μm , un valor mínimo de 253 μm y uno máximo de 1.540 μm . Bertolani y Rebecchi (1993) encontraron un intervalo de longitud entre 239 y 494 μm , por debajo de la media que exhiben los animales de la Sierra.

Tabla 5.3.97: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Macrobiotus terminalis*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.1	MR					9		1				9
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
1.2	MR					3						3
	LR					1						1
	MT					1	6					6
	LT	8										8
	H	14	3		4							14
1.3	MR	7		3		8		4				15
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
2.1	MR	15				1	18				6	33
	LR	4				4						4
	MT											
	LT											0
	H											0
2.2	MR					45				2		45
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
2.3	MR	2		1		20				2		22
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1				2	3					3
3.1	MR	2		1								2
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H	1										1
3.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	11		3								11
4.2	MR	14	7									14
	LR											0
	MT					7						7
	LT											0
	H											0
4.3	MR	36	3	10		13		1		5		49
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
5.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2										2
7.1	MR	3										5
	LR											
	MT											
	LT											
	H											
7.2	MR	3					3				17	6
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
8.1	MR	95				5	47		1			142
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
8.2	MR						34					34
	LR											0
	MT						16		1		1	16
	LT	2				1						2
	H											0
8.3	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
9.2	MR	11		2		3	15	1				26
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
9.3	MR	1				3	1					2
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
10.1	MR	1										1
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H											0
11.1	MR						88		1		2	88
	LR	3				9						3
	MT						2					2
	LT											0
	H											0
11.2	MR						14				1	14
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
12.1	MR						21	1	2		8	21
	LR	1				8	2				3	3
	MT	5				1	1				2	6
	LT											0
	H											0

Tabla 5.3.97 (Continuación)

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Jun	T	He	Ma	J	Jun	
12.2	MR	48	2	2			104	3				152
	LR											
	MT											
	LT											
	H	12										12
12.3	MR	12		3		2	23		1			35
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
13.2	MR	17				4	67	2	17		22	84
	LR											
	MT											
	LT											
	H	15				1						15
13.3	MR	10					22		1			32
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
15.3	MR										1	0
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
17.1	MR						25				6	25
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H											0
17.2	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
18.1	MR						66	2	20			66
	LR											0
	MT						1					1
	LT											0
	H											0
18.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	3										3
18.3	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
19.1	MR						136		31			136
	LR											0
	MT											
	LT											

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Jun	T	He	Ma	J	Jun	
19.3	MR	12				3	26	1	3		10	38
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
20.2	MR	1		1			1					2
	LR											0
	MT											
	LT											
	H											0
21.1	MR	27	1	11		13	43				31	70
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
21.2	MR						4					4
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
21.3	MR						6		1		2	6
	LR	59	1	12		11	2				2	61
	MT											0
	LT	5				1	2	2				7
	H											0
23.1	MR						10		5		1	10
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H											0
25.1	MR											0
	LR	4				4						4
	MT	6				4					1	6
	LT											0
	H											0
N° Puntos Total		N° muestras estudiadas		N° ejemplares Primavera			N° ejemplares Otoño			Total		
40		85		474			919			393		

4.- Autoecología

Macrobiotus terminalis apareció en intervalos de altitud, temperatura, luminosidad y distancia desde el suelo hasta la muestra de igual amplitud que los obtenidos en la totalidad del estudio (Tabla 5.3.98). La especie se encontró en muestras donde el viento era suave o nulo, y cuyo peso seco fue bajo (Tabla 5.3.98).

Esta especie se ha hallado en robledales y encinares, y con menos frecuencia en pinares de *Pinus sylvestris* (Tabla 5.3.98). Apareció sobre todo en musgos de la especie *Grimmia laevigata* (Tabla 5.3.98) y, a veces, de las especies *Hypnum cupressiforme* y *Racomitrium heterostrichum*.

Macrobiotus terminalis estaba casi siempre en las muestras con alguna especie del grupo *Echiniscus blumi-canadensis*, principalmente con *Echiniscus trisetosus* y *Echiniscus blumi*; también apareció con frecuencia junto a *Ramazzottius oberhaeuseri*. La especie estaba sola, sin ninguna otra especie de tardígrado, en tres muestras, de musgo de roca y de tronco. Compartía casi siempre la biocenosis con ácaros, nematodos y rotíferos, y en más de la mitad de las muestras, con colémbolos.

5.- Discusión

Macrobiotus terminalis pertenece al conjunto de especies del grupo *hufelandi* que no tienen banda de dientes anterior en la armadura bucal (Tabla 5.3.75). Dentro de este grupo, *Macrobiotus terminalis* se diferencia de *M. diversus* y *M. drakensbergi*, porque no presentan banda de dientes posterior en la armadura bucal; y de *M. kurasi* y *M. lisostomus*, porque no tienen el sistema de crestas transversales (Tabla 5.3.75). *Macrobiotus terminalis* se distingue de las especies que tienen una banda de dientes posterior y el sistema de crestas transversales en la armadura bucal (*M. sandrae*, *M. serratus* y *M. patagonicus*) porque presenta lúnulas grandes y dentadas en el cuarto par de patas (Tabla 5.3.75). Ya se ha comentado repetidamente en otras especies del grupo *hufelandi* las dificultades que surgen cuando se trata de distinguir algunas de las especies que componen el grupo.

Macrobiotus terminalis se parece a *M. sandrae*, pero se distinguen por la presencia de una armadura bucal más robusta y lúnulas más grande y con pequeños dientes más marcados en el cuarto par de patas en *Macrobiotus terminalis* (Tabla 5.3.75). Se puede distinguir de *M. hufelandi* por la ausencia de banda de dientes anterior en la armadura bucal, que también diferencia *M. persimilis* de *Macrobiotus terminalis*, y por los dientes pequeños de las lúnulas en el cuarto par de patas (Tabla 5.3.70 y 5.3.75).

Tabla 5.3.98: Valores de las variables en las muestra donde ha aparecido *Macrobiotus terminalis*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Diat	Ps	Or	Especie
1.1	1100	<i>Pinus nigra</i>	MRO	20	0	56	73	0,73	NE	<i>Hypnum cupressiforme</i>
1.2	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	21	0	378	0	0,35	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			LTP	21	0	560	125	0,41	SE	<i>Pratimatis louca</i>
			LRO	23	0	156	25	0,33	O	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
			MRO	23	0	156	25	0,45	O	<i>Grimmia laevigata</i>
			MTO	22	0	15	10	1,00	NO	<i>Leucodon sciuroides</i>
1.3	1020	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	21	1,2	85	0	0,62	P	<i>Grimmia laevigata</i>
			MRO	21	0	136	0	0,73	P	<i>Grimmia laevigata</i>
2.1	1220	Matorral xerófilo	LRP	26	0	125	35	0,78	O	<i>Lasallia pustulata</i>
			MRP	26	0	168	30	1,05	O	<i>Racomitrium heterostichum</i>
			MRO	23	0	175	30	1,04	O	<i>Racomitrium heterostichum</i>
2.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRO	19	0	35	55	0,55	N	<i>Racomitrium heterostichum</i>
2.3	1400	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	18	0	120	0	0,52	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			MRP	16	0	888	37	0,50	E	<i>Grimmia laevigata</i>
			HO	21	0	55	0	1,00	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			MRO	21	0	30	50	0,46	SO	<i>Racomitrium heterostichum</i>
3.1	1020	<i>Alnus glutinosa</i>	HP	20	0	19	0	0,33	P	<i>Alnus glutinosa</i> + Césped
			MRP	20	0	16	30	1,04	SO	<i>Grimmia trichophylla</i>
3.2	1180	<i>Pinus nigra</i>	HP	27	2,8	960	0	2,55	P	<i>Pinus nigra</i>
4.2	1500	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	20	0	55	40	0,80	O	<i>Hypnum cupressiforme</i>
			MTO	15	0	19	48	0,72	NE	<i>Hypnum cupressiforme</i>
4.3	1240	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	25	0	444	25	0,80	NO	<i>Tortella tortuosa</i>
			MRO	21	0	22	25	0,64	NO	<i>Tortula ruralis</i>
5.3	2240	Afloramiento rocoso	HP	28	2	1031	0	1,08	P	Césped
7.1	1040	Afloramiento rocoso	MRP	22	0	297	170	1,20	P	<i>Grimmia pulvinata</i>
			MRO	27	0	51	170	1,61	P	<i>Grimmia pulvinata</i>
7.2	1640	Pastizal	MRP	27	0	75	19	1,29	N	<i>Ceratodon purpureus</i>
			MRO	25	0	292	19	0,71	N	<i>Orthotrichum lyelli</i>
8.1	1480	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	24	1,9	163	20	0,49	SO	<i>Orthotrichum rupestre</i>
			MRO	14	0	7	20	0,35	SO	<i>Orthotrichum rupestre</i>
8.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	LTP	21	1,1	32	113	0,38	NO	<i>Parmelina tiliacea</i>
			MRP	21	2,1	72	18	0,42	P	<i>Homalothecium sericeum</i>
			MTO	13	0	5	107	0,48	NO	<i>Orthotrichum lyelli</i>
8.3	1440	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	MRO	14	0	17	24	0,46	NE	<i>Racomitrium heterostichum</i>
9.2	1120	<i>Fraxinus angustifolia</i>	MRP	19	0	43	46	0,86	N	<i>Homalothecium sericeum</i>
			MRO	26	0	83	46	0,60	N	<i>Homalothecium sericeum</i>
9.3	1160	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	22	0	136	2	0,29	N	<i>Grimmia pulvinata</i> + <i>Homalothecium sericeum</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
			MRO	26	1	28	2	0,43	N	<i>Grimmia pulvinata</i> + <i>Homalothecium sericeum</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
10.1	980	<i>Pinus pinea</i>	MRP	20	1,9	47	55	0,37	SO	<i>Tortula ruralis</i>
11.1	1260	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	LRP	16	1,5	18	54	0,23	S	<i>Parmelia sulcata</i>
			MRO	17	0	8	20	0,32	S	<i>Orthotrichum lyelli</i>
			MTO	16	0	4	0,5	0,11	N	<i>Rosulabryum capillare</i>
11.2	960	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRO	20	0	141	80	1,05	N	<i>Grimmia laevigata</i>

Tabla 5.3.98 (Continuación)

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Pa	Or	Especie
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	LRP	19	0	15	62	0,28	N	<i>Parmelia sulcata</i>
			MTP	20	0	9	42	0,44	S	<i>Orthotrichum rupestre</i>
			LRO	23	1,4	4	62	0,12	N	<i>Parmelina tiliacea</i>
			MRO	24	1,3	18	51	0,93	P	<i>Hedwigia ciliata</i>
			MTO	23	0	3	42	0,18	S	<i>Orthotrichum rupestre</i>
12.2	1600	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	13	0	30	0	1,51	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			MRP	15	0,8	34	76	0,87	E	<i>Hypnum cupressiforme</i>
			MRO	22	0	7	76	0,82	E	<i>Hypnum cupressiforme</i>
12.3	1360	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	12	2	76	31	0,51	P	<i>Hypnum cupressiforme</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
			MRO	20	0	9	31	0,80	P	<i>Hypnum cupressiforme</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
13.2	1520	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	HP	15	0	31	0	1,74	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			MRP	15	0	21	16	0,54	SO	<i>Hypnum cupressiforme</i>
			MRO	23	0,8	22	16	0,52	SO	<i>Hypnum cupressiforme</i>
13.3	1060	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	18	2,6	560	4	0,60	P	<i>Grimmia laevigata</i>
			MRO	25	1,1	560	4	0,29	P	<i>Grimmia laevigata</i>
15.3	740	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRO	28	0	315	53	1,27	P	<i>Grimmia laevigata</i>
17.1	1120	Afloramiento rocoso	MRO	20	0,1	464	30	0,22	P	<i>Grimmia laevigata</i>
17.2	1180	Pastizal	MRO	21	0	260	5	0,33	P	<i>Grimmia laevigata</i>
18.1	1040	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRO	20	1,2	400	4	1,24	SE	<i>Grimmia laevigata</i>
			MTO	19	0	37	70	0,17	N	<i>Orthotrichum lyelli</i>
18.2	1060	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	20	0	488	0	0,71	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
18.3	1120	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRO	22	0	64	35	0,94	P	<i>Antitrichia californica</i>
19.1	1040	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRO	23	0	450	134	0,68	P	<i>Grimmia pulvinata</i>
19.3	1220	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	0	35	0	1,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			MRP	23	0	125	75	0,68	P	<i>Leucodon sciuroides</i>
			MRO	17	0	38	75	0,49	P	<i>Leucodon sciuroides</i>
20.2	1240	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	18	0	78	27	0,57	P	<i>Hypnum cupressiforme</i>
			MRO	16	0	39	27	0,40	P	<i>Hypnum cupressiforme</i>
21.1	1560	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	16	0	29	10	0,48	S	<i>Grimmia pulvinata</i>
			MRO	14	0,7	2	3	0,32	NE	<i>Grimmia pulvinata</i>
21.2	1280	Pastizal	MRO	14	1,5	670	3	2,42	P	<i>Grimmia laevigata</i>
21.3	1400	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	LRP	15	0	13	91	0,73	N	<i>Parmelia sulcata</i>
			LTP	15	0	11	16	0,69	O	<i>Parmelina tiliacea</i>
			LRO	12	0	0,31	91	0,47	N	<i>Cladonia humilis</i>
			LTO	12	0	0,27	16	0,41	O	<i>Melanelia exasperata</i>
			MRO	12	0	0,18	50	0,63	N	<i>Rosulabryum capillare</i>
23.1	920	<i>Pinus pinea</i>	MRO	18	0,2	16	12	0,95	P	<i>Hedwigia ciliata</i>
25.1	920	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRP	18	1,5	21	57	0,36	E	<i>Parmelina tiliacea</i>
			MTP	18	0	34	16	0,30	E	<i>Hedwigia stellata</i>
			MTO	17	0,1	222	16	0,48	E	<i>Hedwigia stellata</i> + <i>Orthotrichum lyelli</i>

Los huevos de *Macrobiotus terminalis* se diferencian de los del resto de las especies con estructuras con forma de cáliz invertido (a saber, *M. hufelandi*, *M. hibiscus*, *M. hyperboreus*, *M. sapiens*, *M. biserovi*, *M. persimilis*, *M. joanneae*, *M. andinus*, *M. sandrae*, *M. patagonicus* y *M. diversus*) por tener el borde del disco terminal dentado, el diámetro de la base de las estructuras mayor que el del disco terminal, y presentar poros uniformemente distribuidos en la superficie del huevo que tienen mayor tamaño en la base de las estructuras (Tablas 5.3.70 y 5.3.75 y Figura 5.3.55).

6.- Distribución

Macrobiotus terminalis se ha citado en Europa, la localidad tipo se localiza en Sibillini Montagna, en Macerata, Italia. Es la primera vez que aparece en la Península Ibérica, Islas Baleares, Islas Canarias e Islas Chafarinas.

En la Figura 5.3.76 se detalla la distribución de la especie en el área de estudio, que está muy extendida, sobre todo en la diagonal suroeste-nordeste de la Sierra.

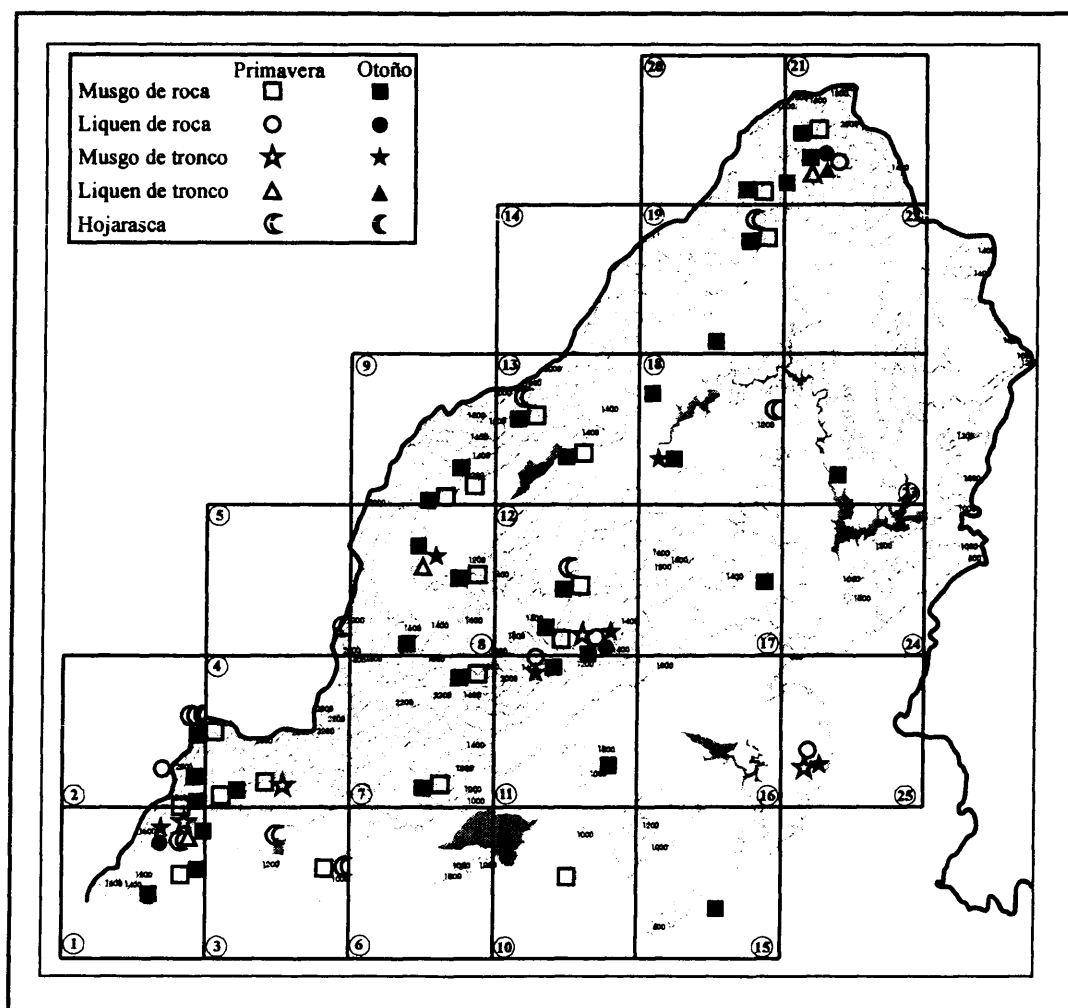


Figura 5.3.76: Distribución de *Macrobiotus terminalis* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

Diagnosis (redescripción de Claxton, 1998)

Tiene 10 *papulae* alrededor de la boca, pero no tiene lamelas.

La boca es anteroventral.

Las bandas de dientes de la cavidad bucal están ausentes o muy reducidas.

El tubo bucal es corto, rígido y estrecho (mide el 12% o menos de la longitud total).

El soporte de los estiletes se inserta al 73%, o menos, de la longitud del tubo bucal.

La lámina ventral es corta (mide el 62%, o menos, de la longitud del tubo bucal).

La longitud de la fila de macroplacoides mide el 42%, o menos, de la longitud del tubo bucal.

Especie tipo: *Minibiotus intermedius* (Plate, 1889).

5.3.3.38.- *Minibiotus furcatus* (Ehrenberg, 1859)

Sinonimias: *Macrobiotus furcatus* Ehrenberg, 1859

Macrobiotus luteus Thulin, 1928

1.- Descripción morfológica

La cutícula de los ejemplares de esta especie presenta unos poros (Figura 5.3.77.A), que están más desarrollados que las denominadas "perlas" de las especies del género *Macrobiotus*. La forma de estos poros es variable, redondeada, elíptica, triangular y/o cuadrangular (Figura 5.3.77.A). Se disponen en bandas transversales que también recubren parcialmente las patas.

Las manchas oculares están presentes (Figura 5.3.77.B) en la región posterior de la cabeza.

La boca está rodeada de *papulae*. La apertura bucal es pequeña (Figura 5.3.77.C). La armadura bucal es muy simple, se compone de dos crestas transversales, finas y dorsolaterales, y dos crestas ventrolaterales; no se han observado bandas de dientes (Binda y Pilato, 1992). El aparato bucofaríngeo es de tipo *Minibiotus* (Figura 5.3.77.C). Consta de un tubo bucal rígido y estrecho (Figura 5.3.77.C) (Ramazzotti y Maucci, 1983), y está provisto de la lámina ventral (Figura 5.3.77.C). El bulbo es ovalado, contiene 3 macroplacoides y los microplacoides (Figura 5.3.77.C). Los macroplacoides tienen forma de

gránulo ovalado (Figura 5.3.77.C), apenas un poco más largos que anchos. El primer macroplacoide es un poco más corto que el segundo, o puede que de igual tamaño, y el tercero un poco más corto que los otros dos. A veces, los tres macroplacoides tienen el mismo tamaño. El primer macroplacoide está muy cerca de las apófisis (Figura 5.3.77.C); de hecho, a veces, queda parcialmente cubierto por éstas. La fila de macroplacoides es larga (Claxton, 1998).

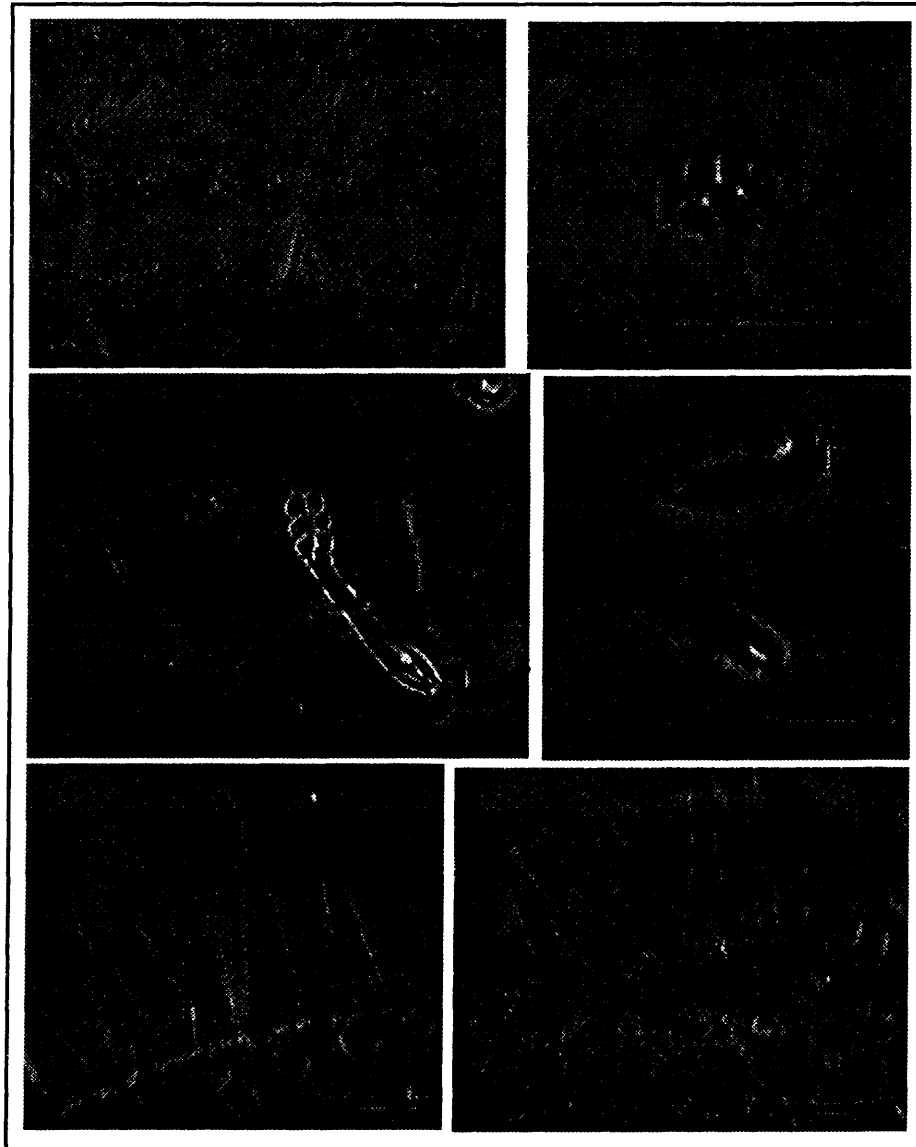


Figura 5.3.77: Imágenes de algunas estructuras de *Minibiotus furcatus*. (A) Detalle de los poros de la cutícula; (B) mancha ocular; (C) aparato bucofaringeo; (D) diplouña del primer par de patas; (E) estructuras de los huevos (las flechas señalan el ápice de las estructuras bifido o no); y (F) superficie de un huevo, con las estructuras salientes y la superficie. AB = apertura bucal; TB = tubo bucal; Lv = lámina ventral; Es = estiletes; F = furca; M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; M3 = tercer macroplacoide; m = microplacoides; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; Pa = punta accesoria de la rama principal; Pe = pedúnculo; Lu = lúnula. Barras = 0,01 mm.

Las diplouñas, largas y finas, son de tipo *hufelandi* (Figuras 5.3.77.D) (es decir, la rama secundaria se inserta sobre la rama principal a una cierta altura, dando lugar a un tramo común en la base de la diplouña). El tramo común es largo, mide más de la mitad de la uña. Las ramas principales tienen puntas accesorias que son muy pequeñas (Figura 5.3.77.D). Las lúnulas son pequeñas y lisas (Figuras 5.3.77.D) en los tres primeros pares de patas, y las del cuarto par de patas pueden aparecer dentadas (Claxton, 1998). En la base de las diplouñas de los tres primeros pares de patas hay dos espesamientos cuticulares pequeños (que la propia posición de la pata puede no dejar ver; Binda y Pilato, 1992).

Ponen los huevos libres, es decir, no dentro de la exuvia. Son incoloros o amarillentos, esféricos u ovalados. Presentan unas estructuras o salientes blandos con forma de agujones, cuyo ápice a menudo está doblado y, a veces, está bifurcado (Figura 5.3.77.E). La superficie del huevo, entre los salientes, presenta puntos que se extienden por la base de las estructuras (Figura 5.3.77.F).

2.- *Material estudiado*

Minibiotus furcatus ha aparecido en 15 puntos de muestreo y en 41 muestras, con una hasta ocho muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.99). En las 41 poblaciones se han encontrado un total de 167 individuos, uno de ellos una hembra (en cuyo interior había huevos formándose) y nueve machos (que tenían espermetazoides en las gónadas) (Tabla 5.3.99). Las muestras son de todos los hábitats y sustratos estudiados, y de las dos épocas del año, aunque hay mayor número de musgo de roca de primavera (Tabla 5.3.99). La hembra se ha encontrado en una muestra de MRP, mientras que los machos aparecen en LRP, LTP, MTP, LRO y MRO (Tabla 5.3.99). Se han encontrado 16 cutículas asignables a esta especie. Además han aparecido 3 huevos de *Minibiotus furcatus*, dos de ellos en una muestra de liquen de roca de primavera y el otro en hojarasca de otoño (Tabla 5.3.99).

3.- *Variabilidad poblacional*

El 87% de los ejemplares estudiados presentaron manchas oculares, el 10% no las presentaban, y en un 3% no se ha podido determinar su presencia o su ausencia.

Los individuos analizados de *Minibiotus furcatus* en la Sierra tuvieron una longitud total media de 555 μm , con una desviación estándar de 111 μm , una longitud mínima de 275 μm y una máxima de 902 μm . Los ejemplares estudiados por Ramazzotti y

Maucci (1983) tenían una longitud media entre 260 y 430 μm , y un valor máximo de 726 μm , valores por debajo de los encontrados en la Sierra.

Tabla 5.3.99: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Minibiotus furcatus*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.2	MR	1	1									1
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
2.1	MR											0
	LR	3				2						3
	MT											
	LT											0
	H	1										1
2.2	MR	1				1						2
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
3.1	MR					1	1					1
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H											0
6.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					2						2
8.2	MR											0
	LR					1						1
	MT											0
	LT	1										1
	H	1				4						5
9.2	MR											0
	LR	1										1
	MT											0
	LT											0
	H											0
9.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H					4						4

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
12.1	MR	2					6					8
	LR	19		3			5		1			24
	MT	21					3					24
	LT	6										6
	H						11					11
19.3	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H						2				1	2
20.1	MR	1					1					2
	LR											
	MT											
	LT											
	H						3					3
21.3	MR	2					3					5
	LR	3										3
	MT	1										1
	LT	1		1								1
	H	1										1
22.1	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
22.3	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
25.1	MR	2					1					3
	LR	12		2								12
	MT	26		1			3					29
	LT	2										2
	H						5					5
N° Puntos Total		N° muestras estudiadas		N° ejemplares Primavera			N° ejemplares Otoño			Total		
15		41		108			59			167		

4.- Autoecología

Minibiotus furcatus se encontró en puntos de muestreo que estaban en altitudes medias y bajas (Tabla 5.3.100), si se compara con los valores obtenidos en el conjunto del estudio. Apareció en intervalos de temperatura, distancia desde la muestra hasta el suelo y peso seco del material recogido de igual amplitud (Tabla 5.3.100) que los hallados en la totalidad del estudio. Estaba en muestras con poca luminosidad y poca veloci-

dad del viento (Tabla 5.3.100).

Principalmente apareció en robledales, en la hojarasca de este tipo de bosques, en musgos del género *Hedwigia* y en líquenes de la especie *Parmelia tiliacea* (Tabla 5.3.100).

Se encontró, con frecuencia, en las muestras con *Ramazzottius oberhaeuseri*, *Echiniscus trisetosus*, *Macrobiotus terminalis*, *Hypsibius dujardini* y *Echiniscus blumi*. Prácticamente siempre compartía la biocenosis con ácaros, nematodos y rotíferos y en más de la mitad de las muestras, con colémbolos.

Tabla 5.3.100: Valores de las variables en las muestra donde ha aparecido de *Minibiotus furcatus*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.2	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	21	2,2	603	25	0,53	O	<i>Grimmia laevigata</i>
2.1	1200	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	18	2,1	100	0	0,26	P	<i>Pinus sylvestris</i>
	1220	Matorral xerófilo	LRP	26	0	125	35	0,78	O	<i>Lasallia pustulata</i>
2.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	22	0	58	55	0,52	N	<i>Racomitrium heterostichum</i>
3.1	1020	<i>Fraxinus angustifolia</i>	MRO	20	0	25	30	0,80	SO	<i>Grimmia trichophylla</i>
6.1	940	<i>Quercus rotundifolia</i>	HO	23	0	76	0	1,52	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
8.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	1,8	87	0	0,88	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			LTP	21	1,1	32	113	0,38	NO	<i>Parmelia tiliacea</i>
			HO	13	0	9	0	1,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			LRO	13	0	86	18	0,70	P	<i>Parmelia tiliacea</i>
9.2	1120	Pradera	LRP	19	0	172	78	0,43	N	<i>Lecanora</i> sp.
9.3	1160	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	25	0,3	80	0	0,39	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	LRP	19	0	15	62	0,28	N	<i>Parmelia sulcata</i>
			LTP	20	0	9	49	0,30	N	<i>Parmelia tiliacea</i>
			MRP	19	0	18	51	0,42	P	<i>Hedwigia stellata</i>
			MTP	20	0	9	42	0,44	S	<i>Orthotrichum rupestre</i>
			HO	22	0	8	0	0,70	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			LRO	23	1,4	4	62	0,12	N	<i>Parmelia tiliacea</i>
			MRO	24	1,3	18	51	0,93	P	<i>Hedwigia stellata</i>
			MTO	23	0	3	42	0,18	S	<i>Orthotrichum rupestre</i>
19.3	1220	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	18	0	6	0	0,91	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			MRO	17	0	38	75	0,49	P	<i>Leucodon sciuroides</i>
20.1	1420	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>	MRP	17	0	53	22	0,22	E	<i>Isothecium myosuroides</i>
			HO	15	0	0,3	0	1,27	P	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex aquifolium</i>
			MRO	17	0	0,27	22	0,34	E	<i>Isothecium myosuroides</i>
21.3	1400	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	HP	15	0	7	0	0,60	P	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i> + Césped
			LRP	15	0	13	91	0,73	N	<i>Parmelia sulcata</i>
			LTP	15	0	11	16	0,69	O	<i>Parmelia tiliacea</i>
			MRP	15	0	12	50	0,71	N	<i>Rosulabryum capillare</i>
			MTP	15	0	2	13	0,28	S	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>
			MRO	12	0	0,18	50	0,63	N	<i>Rosulabryum capillare</i>
22.1	1280	Matorral xerófilo	MRO	18	0,5	84	67	3,38	NO	<i>Polytrichum piliferum</i>
22.3	1160	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRO	22	1,6	78	10	0,78	P	<i>Homalothecium sericeum</i>
25.1	920	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRP	18	1,5	21	57	0,36	E	<i>Parmelia tiliacea</i>
			LTP	18	0	34	24	0,86	E	<i>Physconia enteroxantha</i>
			MRP	18	2,5	6	9	0,66	O	<i>Hedwigia ciliata</i>
			MTP	18	0	34	16	0,30	E	<i>Hedwigia stellata</i>
			HO	17	0,5	117	0	2,18	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			MRO	17	0	12	9	0,52	O	<i>Hedwigia ciliata</i>
			MTO	17	0,1	222	16	0,48	E	<i>Hedwigia stellata</i> + <i>Orthotrichum lyelli</i>

5.- Discusión

Minibiotus furcatus tiene poros de formas irregulares y variadas en la cutícula dispuestos en filas y las lúnulas del cuarto par de patas con márgenes irregulares, lo que la diferencia de las otras especies del género. En la Tabla 5.3.101 se especifican las diferencias y semejanzas entre *Minibiotus furcatus* y algunas especies del género que tienen poros en la cutícula, tres macroplacoides y microplacoides. *Minibiotus furcatus* pertenece al grupo de especies que tienen los poros dispuestos en filas (formado por: *Minibiotus furcatus*, *Minibiotus bisoctus*, *Minibiotus ethelena*, *Minibiotus gumersindoi* n. sp., *Minibiotus poricinctus* y *Minibiotus keppelensis*; Tabla 5.3.101). Dentro de este grupo, y por el tamaño y la forma irregular y variada de sus poros, a quien más se parece es a *Minibiotus bisoctus*, de la que se diferencia por las lúnulas del cuarto par de patas, irregulares en *Minibiotus furcatus* y lisas en *Minibiotus bisoctus* (Tabla 5.3.101), porque *Minibiotus furcatus* no tiene granulación en las patas, mientras que *Minibiotus bisoctus* sí, y porque *Minibiotus furcatus* tiene las uñas más estilizadas que *Minibiotus bisoctus*, que las tiene más robustas (Claxton, 1998).

Además, las características de los huevos proporcionan más caracteres que diferencian *Minibiotus furcatus* del resto de las especies del género (Claxton, 1998).

6.- Distribución

Minibiotus furcatus ha aparecido en Europa (la localidad tipo se localiza en los Alpes italianos), Asia, el continente americano, África y la Antártida. Se ha citado en Portugal, en las regiones de Algarve, Alto Alentejo, Beira Alta y Baja, Duero Litoral, Estremadura y Tras os Montes y Alto Duero (Da Cunha, 1941 y 1944a; Fontoura, 1981; Maucci y Durante Pasa, 1984a y 1985), y en España, en Andalucía (Maucci y Durante Pasa, 1984a). Es la primera vez que aparece en la Comunidad de Madrid.

La distribución de la especie en la zona estudiada se presenta en la Figura 5.3.78: que se concentra en una franja noreste-suroeste y en otra franja, perpendicular a la anterior, noroeste-sudeste.

Tabla 5.3.101: Diferencias y semejanzas entre *Minibiotus furcatus* y otras especies del género con tres macroplacoides, microplacoides y poros en la cutícula. Información obtenida de Claxton (1998). PII = segundo par de patas; PIV = cuarto par de patas; F = poros en filas; Az = poros al azar. P = presente; A = ausente. I = irregular; R = redondo; G = grande; L = largas; Pe = Pequeño; PP = muy pequeño; D = Dentado. ¿? = información no disponible. En negrita se indican las especies que han aparecido en este trabajo.

	<i>Min. furcatus</i>	<i>Min. bisocetus</i>	<i>Min. ethelena</i>	<i>Min. gumersindoi</i> n. sp.	<i>Min. porcinctus</i>	<i>Min. keppelensis</i>	<i>Min. aculeatus</i>	<i>Min. asteris</i>	<i>Min. vicengueriae</i>	<i>Min. stuckenbergi</i>	<i>Min. weinorum</i>
Poros	F	F	F	F	F	F	F	Az	Az	Az	Az
Tipo de poros	I	I	I y G	R y G	R y Pe	R y Pe	I	I	I	I	I
Lúnulas PIV	I	L	L	L	L	L	L y PP	L	L	D	L
Número de filas de poros en cuerpo	¿?	¿?	9	¿?	8	10	¿?	¿?	¿?	¿?	¿?
Granulación sobre patas	A	P	¿?	A	P	P	A	P sólo PIV	P	P	P
Engrosamiento cuticular región caudal	A	A	P	A	A	A	A	A	A	A	A
Espinas sobre PIV, o en PII a PIV	A	A	A	A	A	A	P	A	A	A	A
Cresta dorsal armadura bucal en dientes	A	A	A	A	A	A	A	A	P	A	A

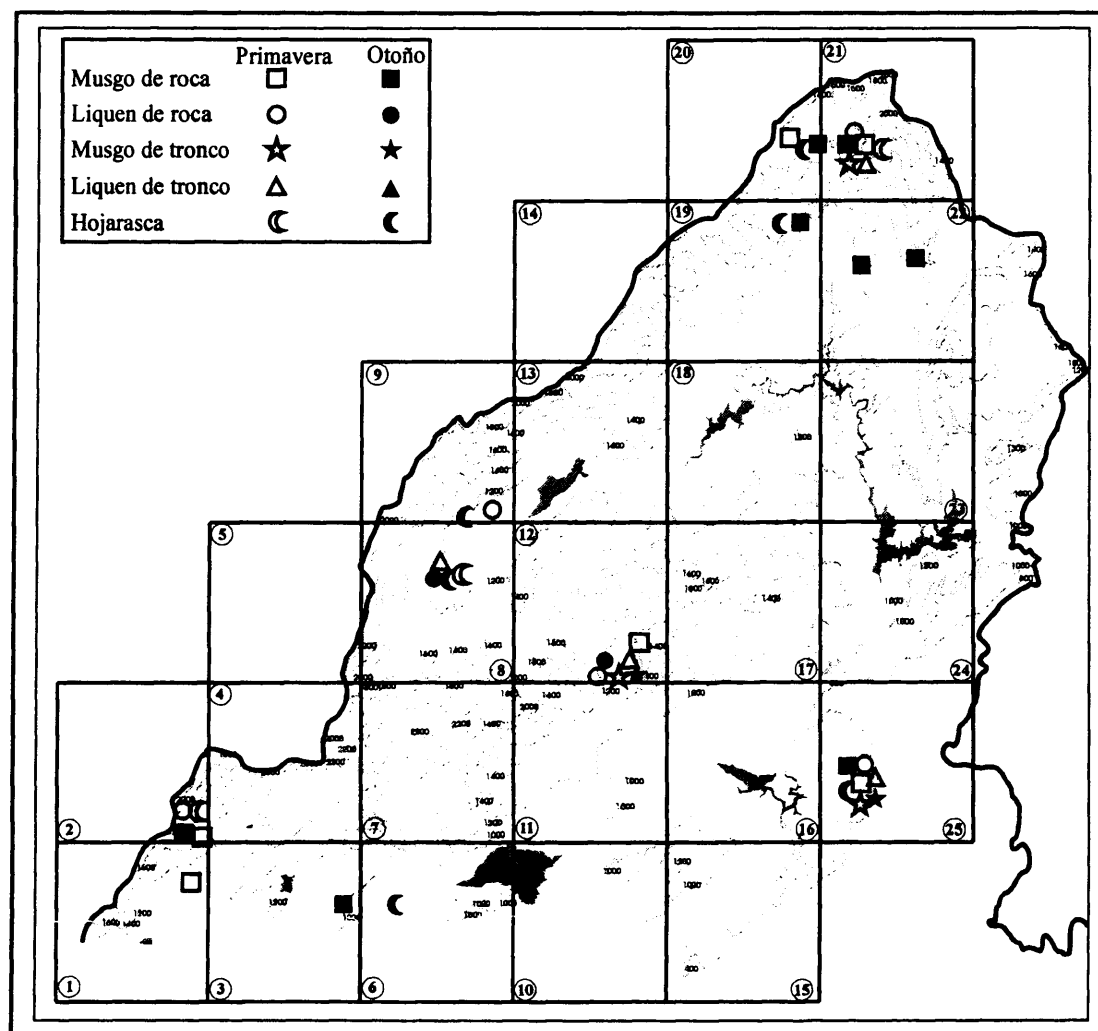


Figura 5.3.78: Distribución de *Minibiotus furcatus* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.39.- *Minibiotus gumersindoi* n. sp.

1.- Descripción morfológica

Los ejemplares de esta nueva especie presentan una cutícula con poros redondos de gran tamaño dispuestos en filas transversales (Figura 5.3.79), que no siempre son fáciles de visualizar. Los poros se encuentran por todo el cuerpo, aunque son más grandes en las patas (Figura 5.3.80.A). En la base de cada pata hay un gran poro, por encima de las diplouñas, y sobre éste hay tres o cinco poros algo más pequeños, que adoptan un diseño triangular o pentagonal, respectivamente (Figura 5.3.80.A). Los poros de la cabeza son más grandes que los del resto del cuerpo. Son transparentes.

Las manchas oculares están presentes algunas veces.

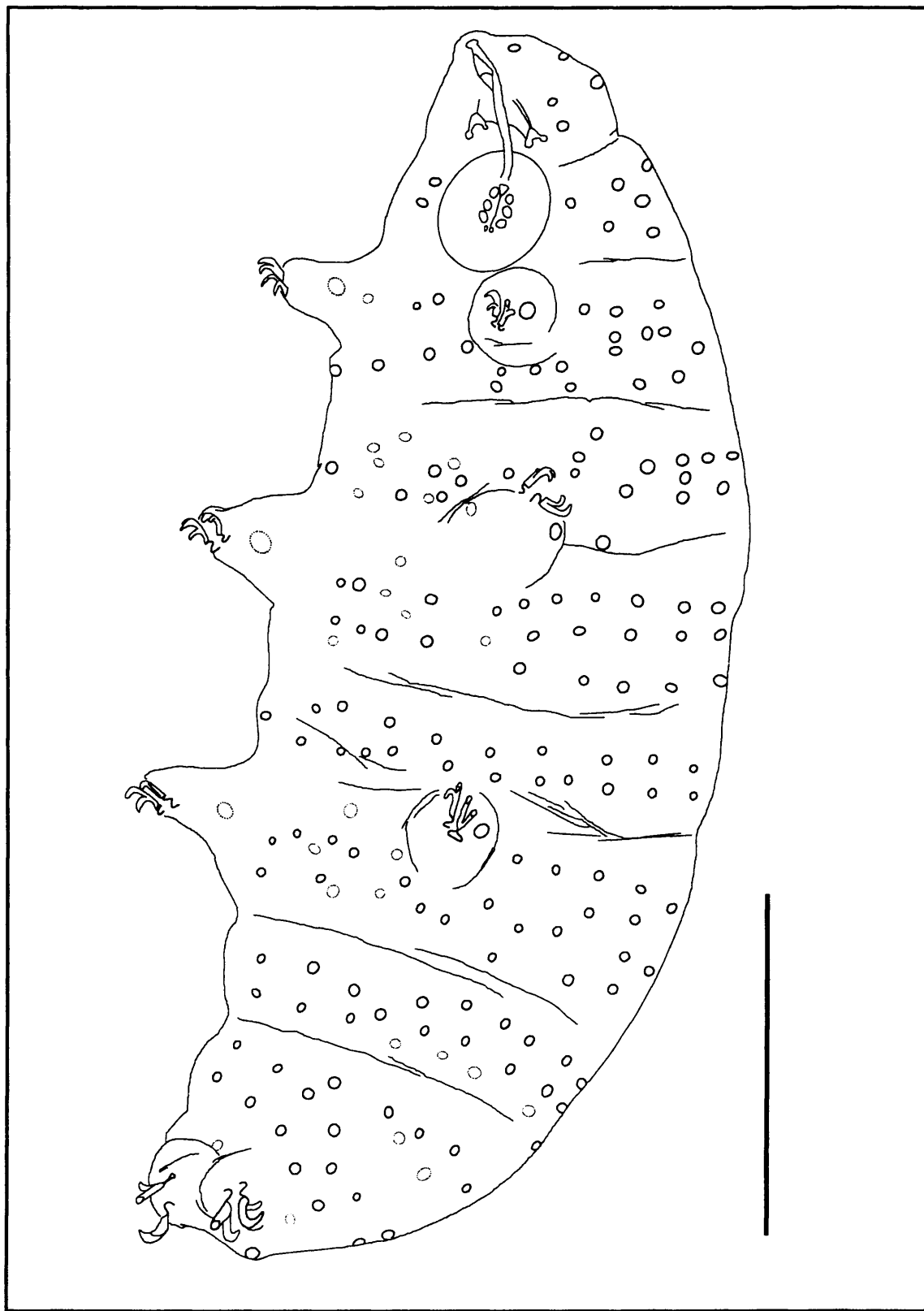


Figura 5.3.79: Imagen completa del holotipo de *Minibiotus gumersindoi* n. sp. Barra = 50 μ m.

El tubo bucal es estrecho, mide entre el 5,3 y el 7,1% de la longitud del tubo bucal (Tabla 5.3.102) y presenta una doble curvatura (Figuras 5.3.79 y 5.3.80.B). El soporte e los estiletes se inserta entre un 48,4 y un 94,7% de la longitud del tubo bucal (Tabla 5.3.102). El bulbo faríngeo es redondo (el diámetro mide entre 26,4 y 37,4 μm ; Tabla 5.3.102) y contiene 3 macroplacoides, con forma de gránulo, y microplacoides pequeños pero bien definidos (Figuras 5.3.79 y 5.3.80.B). La fila de macroplacoides mide entre 9,9 y 11,0 μm (Tabla 5.3.102). Los tres macroplacoides tienen tamaños similares entre sí (Tabla 5.3.102).

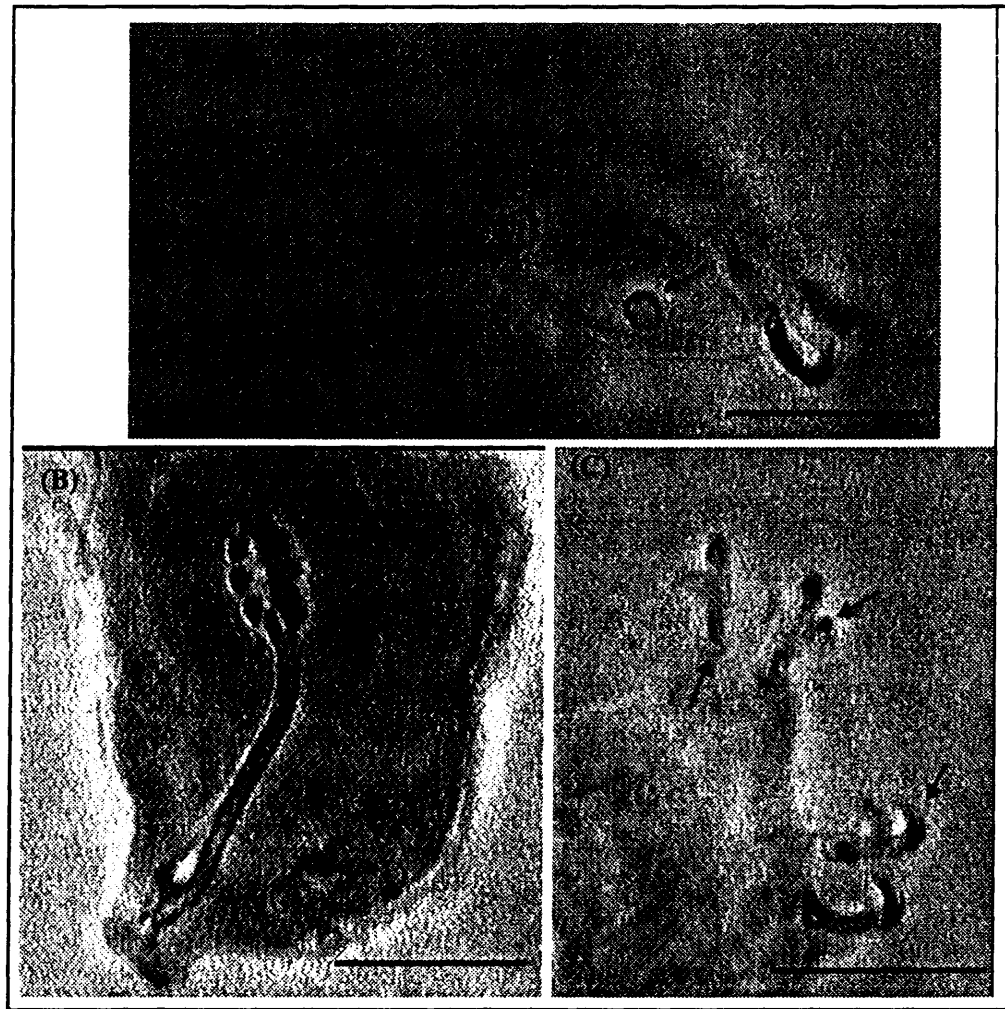


Figura 5.3.80: Imágenes de algunas estructuras de *Minibiotus gumersindoi* n. sp. (A) Detalle de los poros de la cutícula en la pata; (B) aparato bucofaringeo; y (C) diploëns del cuarto par de patas (las flechas señalan las puntas accesorias y las lúnulas). A = apófisis; M1 = primer macroplacoide; M2 = segundo macroplacoide; M3 = tercer macroplacoide; m = microplacoides. Barras = 50 μm .

Las diplouñas son de tipo *hufelandi* y estilizadas (Figura 5.3.80.C). Las ramas secundarias son grandes y las ramas principales presentan puntas accesorias bien desarrolladas (Figura 5.3.80.C). La lúnulas son pequeñas y lisas en todas las patas (Figura 5.3.80.C).

No se han encontrado huevos.

Tabla 5.3.102: Medidas (μm) y relación Pt (%) por espécimen de *Minibiotus gumersindoi* n. sp. Es = espécimen; 1-3 = Cercedilla. 4-5 = Embalse de la Jarosa; Paratipo y Holotipo = valle de Bustarviejo (Madrid). TB = tubo bucal, BF = bulbo faríngeo, FP = fila de placoides; FM = fila de macroplacoides; M1 = primer macroplacoi- de; M2 = segundo macroplacoi- de; M3 = tercer macroplacoi- de; SSI = inserción del soporte de los estiletes; PI, PII, PIII, PIV = primer, segundo, tercer, cuarto par de patas; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria; DM = diámetro; ND = no hay dato, la inadecuada posición del espécimen no ha permitido su medición.

Caracteres	Es 1	Es 2	Es 3	Es 4	Es 5	Paratipo	Holotipo
Longitud del cuerpo	319	253	352	451	374	330	363
Longitud TB	41.8	33.0	30.8	41.8	40.7	34.1	38.5
Diámetro del TB	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2
Diámetro del BF	28.6	26.4	ND	33.0	37.4	30.8	ND
Longitud FP	11.0	12.1	12.1	13.2	12.1	12.1	12.1
Longitud FM	9.9	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0	11.0
Longitud M1	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	3.3
Longitud M2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2
Longitud M3	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2
Microplacoi- de	1.1	1.1	1.1	Punto	1.1	1.1	1.1
Longitud SSI	39.6	26.4	17.6	22.0	19.8	16.5	24.2
Longitud Rp PI	7.7	8.8	8.8	ND	ND	9.9	9.9
Longitud Rs PI	5.5	4.4	4.4	ND	ND	6.6	4.4
Longitud Rp PII	7.7	8.8	8.8	11.0	11.0	11.0	11.0
Longitud Rs PII	5.5	6.6	6.6	6.6	6.6	6.6	6.6
Longitud Rp PIII	9.9	9.9	9.9	9.9	ND	9.9	11.0
Longitud Rs PIII	6.6	5.5	5.5	6.6	ND	6.6	5.5
Longitud Rp PIV	12.1	11.0	11.0	ND	ND	12.1	11.0
Longitud Rs PIV	8.8	8.8	8.8	ND	ND	7.7	8.8
DM poros basales patas	4.0	4.6	5.0	4.5	5.5	4.0	6.5
DM poros del cuerpo	2.3	2.4	2.4	2.5	2.4	3.0	2.0
Pt _{diámetro TB}	5.3	6.7	7.1	5.3	5.4	6.5	5.7
Pt _{diámetro BF}	68.4	68.4	ND	79.0	91.9	90.3	ND
Pt _{FP}	26.3	36.7	39.3	31.6	29.7	35.5	31.4
Pt _{FM}	23.7	33.3	35.8	26.3	27.0	32.3	28.6
Pt _{longitud SSI}	94.7	80.0	57.1	52.6	48.6	48.4	62.9

2.- Material estudiado

Minibiotus gumersindoi n. sp. se ha encontrado en 4 puntos de muestreo y en 4 muestras (Tabla 5.3.103). En las 4 poblaciones se han contabilizado 8 individuos (Tabla 5.3.103). Las muestras son de musgo de roca de primavera y de otoño, y de hojarasca de otoño (Tabla 5.3.103). No se han encontrado huevos de esta especie.

Tabla 5.3.103: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Minibiotus gumersindoi* n. sp. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

		Primavera					Otoño					
Pto	Mstr	T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	Total
1.1	MR						2					2
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
2.1	MR	3										3
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H											0
11.3	MR											
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
12.1	MR						2					2
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
4	4	3					5					8

3.- Variabilidad poblacional

Cuatro de los ejemplares estudiados no tenían manchas oculares, dos sí, y en otros dos no se ha podido determinar su presencia o su ausencia.

Los individuos de *Minibiotus gumersindoi* n. sp. analizados en la Sierra tenían una longitud total media de 349 μm , con una desviación estándar de 88 μm , un tamaño mínimo de 253 μm y uno máximo de 495 μm . El individuo de mayor tamaño, que casi alcanza las 500 μm , fue el que se encontró en la hojarasca.

4.- Autoecología

Minibiotus gumersindoi n. sp. se encontró en muestras con poca luminosidad, cerca del suelo, con poco peso seco y donde el viento era suave (Tabla 5.3.104), si se comparan con los valores obtenidos en la totalidad del estudio.

Ha aparecido en robledales, pinares de *Pinus sylvestris* y pastizales (Tabla 5.3.104). Principalmente se encontró en musgos de diversos géneros, y en hojarasca de robles (Tabla 5.3.104).

En la mayoría de las muestras estaba con *Macrobiotus terminalis*, y en la mitad de ellas con *Isohypsibius prosostomus* y *Echiniscus trisetosus*. Sólo en la hojarasca se encuentra además con *Astatumen trinacriae*, *Diphascon (Diphascon) pingue*, *Hypsibius dujardini*, *Macrobiotus harmsworthi*, *Macrobiotus hyperboreus* y *Macrobiotus richtersi*, y sólo en musgo de roca apareció con *Macrobiotus persimilis*, *Milnesium tardigradum*, *Minibiotus furcatus*, *Murrayon dianeae*, *Pseudechiniscus facettalis* y *Ramazzottius oberhaeuseri*. La biocenosis la compartía siempre con nematodos, rotíferos y colémbolos, casi siempre con ácaros, y sólo en hojarasca estaba con gasterópodos.

Tabla 5.3.104: Valores de las variables ambientales en las muestras donde aparece *Minibiotus gumersindoi* n. sp. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.1	1100	<i>Pinus nigra</i>	MRO	20	0	56	73	0,73	NE	<i>Hypnum cupressiforme</i>
2.1	1220	Pastizal	MRP	26	0	168	30	1,52	O	<i>Racomitrium heterostrichum</i>
11.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	18	0	200	0	0,94	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRO	24	1,3	18	51	0,93	P	<i>Hedwigia stellata</i>

5.- Discusión

Minibiotus gumersindoi n. sp. presenta un conjunto de caracteres único en el grupo, principalmente los poros redondos y de gran tamaño que tiene por todo el cuerpo y el poro de mayor tamaño que presenta en la base de las patas sobre las diplouñas. En la Tabla 5.3.101 se especifican las diferencias y semejanzas entre *Minibiotus gumersindoi* n. sp. y algunas especies del género que tienen poros en la cutícula, tres macroplacoides y microplacoides. A quien más se parece es a *Minibiotus poricinctus*, del que se diferencia claramente por tener unos poros de mayor tamaño y no tener granulación en ninguna de las patas (Tabla 5.3.101). Su nombre, *gumersindoi*, se ha puesto en memoria de D. Gumersindo Guil Valverde (abuelo de la autora).

6.- Distribución

Minibiotus gumersindoi n. sp. es una nueva especie para la ciencia. La localidad tipo está en una vía pecuaria del valle de Bustarviejo (localidad número 12.1 de este trabajo).

La distribución de la especie en la zona estudiada se detalla en la Figura 5.3.81. Se restringe a una región central y a otra sur-occidental de la Sierra.

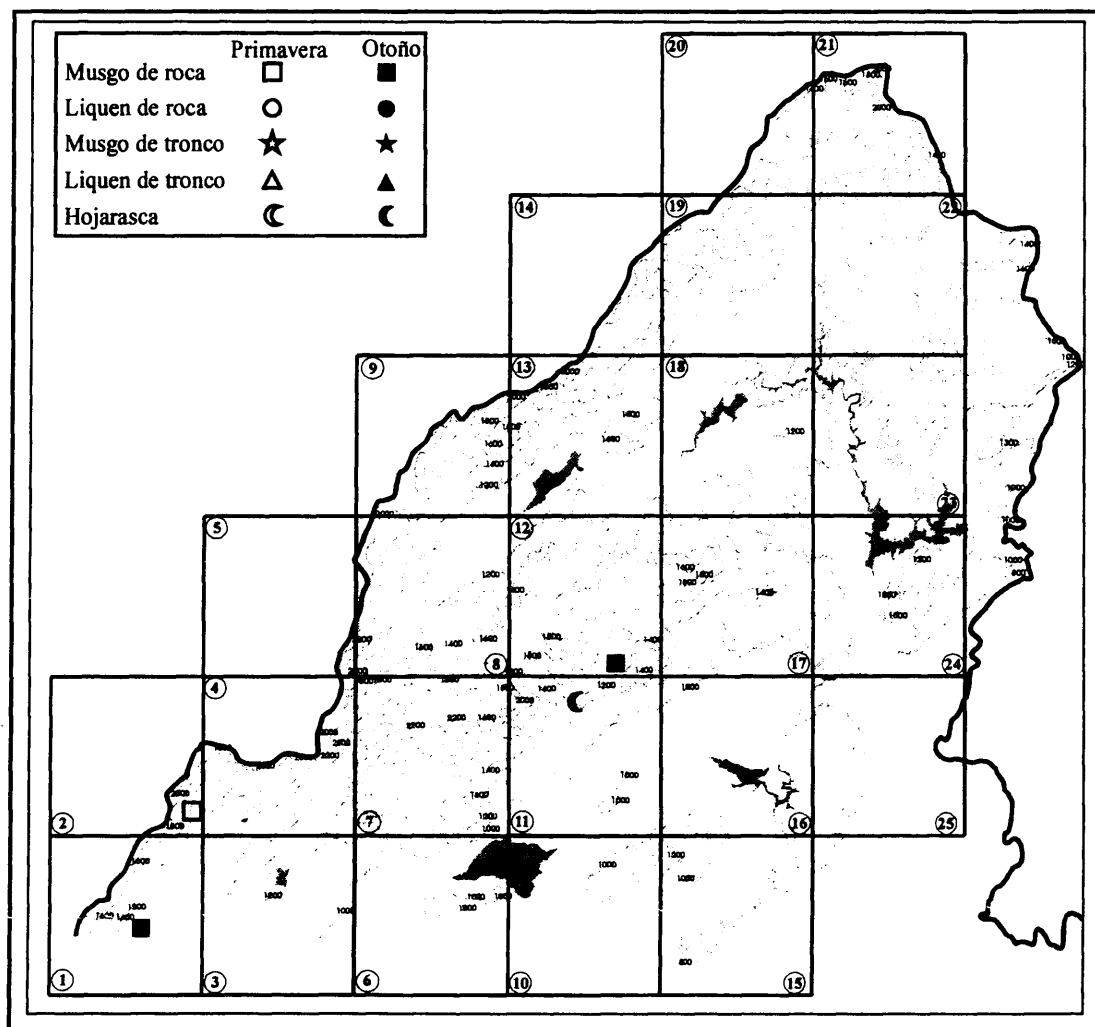


Figura 5.3.81: Distribución de *Minibiotus gumersindoi* n. sp. en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

Género *Murrayon* Bertolani y Pilato, 1989

Diagnosis (según Bertolani y Pilato, 1989)

Presenta lamelas alrededor de la boca.

El tubo bucal es rígido y tiene lámina ventral, que presenta márgenes muy marcados dándole la apariencia de ganchos.

Las diplouñas, que son de tipo *pullari* (es decir, de tipo *echinogenitus*, la rama principal y secundaria divergen casi desde la base de la diplouña, por lo que el tramo común es muy pequeño y, además, con la porción basal con forma trapezoidal).

Las ramas, principal y secundaria, forman un ángulo agudo.

Las diplouñas presentan lúnulas.

Los huevos tienen estructuras o salientes en su superficie.

Especie tipo: *Murrayon pullari* (Murray, 1907) [antes *Macrobotus pullari* Murray, 1907]

5.3.3.40.- *Murrayon dianeae* (Kristensen, 1982)

Sinonimias: *Macrobotus dianeae* Kristensen, 1982

1.- Descripción morfológica

Los ejemplares de esta especie presentan una cutícula punteada (Figura 5.3.82.A), con unas pequeñas estructuras estrelladas, pero sin "perlas" (Guidetti, 1998), similar a la que exhiben los miembros de la clase Heterotardigrada, al menos cuando se ve con TEM (Kristensen, 1982).

Presentan manchas oculares.

La boca está rodeada de 10 pequeñas lamelas. El tubo bucal es relativamente largo (Kristensen, 1982). Los dos tercios anteriores del tubo bucal están muy curvados, respecto a la lámina ventral (Figura 5.3.82.B). El bulbo faríngeo es ovalado y contiene apófisis robustas, 3 macroplacoides, pero no presenta microplacoides (Figuras 5.3.82.B y 5.3.82.C). Los dos primeros macroplacoides están en contacto (Figuras 5.3.82.B y 5.3.82.C).

Las diplouñas son de tipo *pullari*, es decir, las dos ramas, principal y secundaria, se separan desde casi la base de la diplouña (como las tipo *echinogenitus*) y tienen longitudes similares (Figura 5.3.82.D). Las diplouñas presentan lúnulas lisas en todas sus patas (Figura 5.3.82.D).

Los huevos presentan una sustancia mucilaginosa, que forma una red regular con aspecto de malla pentagonal. En el interior de esta zona mucilaginosa se encuentran las estructuras del huevo. Éstas tienen forma de bastoncillo con la base bulbosa y presentan un estrechamiento en la zona media. Hay una espina larga y fina que sale desde el ápice del tronco.

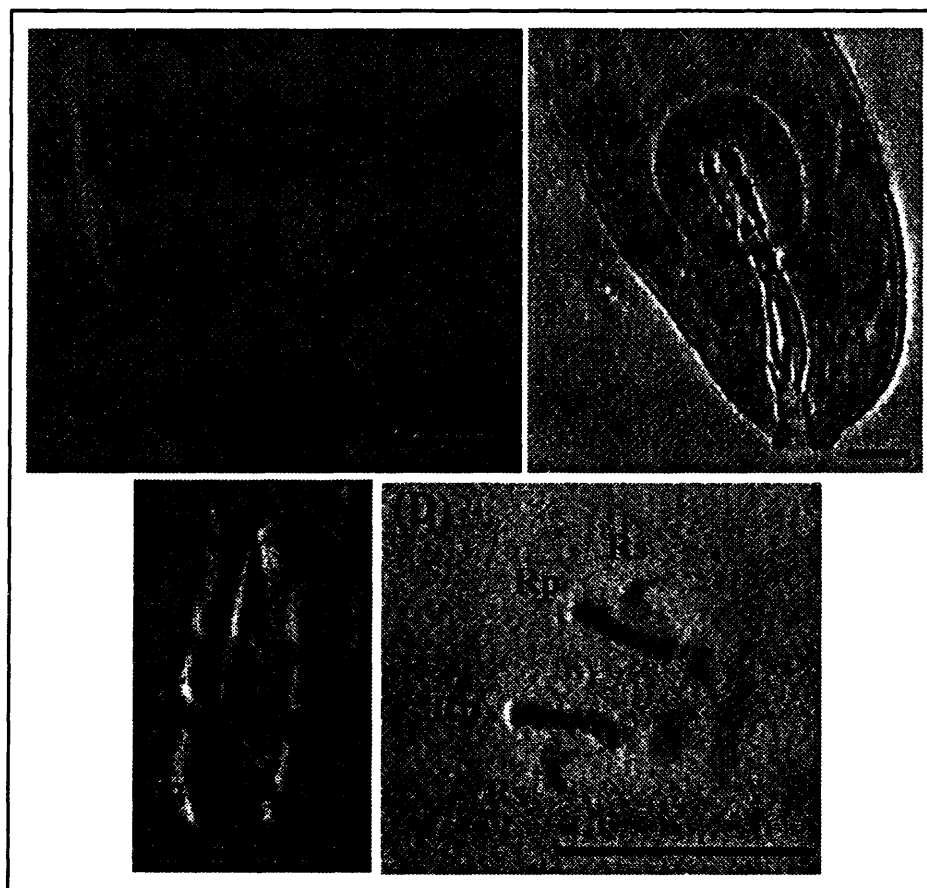


Figura 5.3.82: Imágenes de algunas estructuras de *Murrayon dianeae*. (A) Detalle de la cutícula en la región posterior del cuerpo; (B) aparato bucofaringeo; (C) detalle de los macroplacoides; y (D) diploouñas del tercer par de patas. Lv = lámina ventral; A = apófisis; M1 = primer macroplacode; M2 = segundo macroplacode; M3 = tercer macroplacode; Rp = rama principal; Rs = rama secundaria. Barras = 0,01 mm.

2.- Material estudiado

Murrayon dianeae se ha encontrado en 2 puntos de muestreo y en 5 muestras, con dos o tres muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.105). En las 5 poblaciones se han contabilizado un total de 32 individuos, que no se han podido sexar (Tabla 5.3.105). Las muestras fueron de MRP, MRO y HP (Tabla 5.3.105). No se han encontrado huevos asignables a esta especie.

3.- Variabilidad poblacional

Un 34% de los ejemplares estudiados no presentó manchas oculares, un 28% sí y en un 38% no se ha podido determinar su presencia o su ausencia.

La longitud total media de los individuos estudiados fue de 403 μm , con una desviación estándar de 59 μm , un valor mínimo de 308 μm y uno máximo de 539 μm . La longitud del holotipo es de 230 μm (Kristensen, 1982), por debajo, incluso, del límite inferior del intervalo de longitud de los ejemplares de la Sierra.

Tabla 5.3.105: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Murrayon dianeae*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.1	MR	2					9					11
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
12.2	MR	11					9					20
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
2	5	14					18					32

4.- Autoecología

Murrayon dianeae ha aparecido en puntos de muestreo de altitudes medias (Tabla 5.3.106), comparadas con los valores encontrados en el conjunto del estudio. Las muestras donde se ha encontrado tenían temperaturas bajas, con viento suave, poca luminosidad y bajo peso seco (Tabla 5.3.106), siempre tomando como referencia los valores obtenidos en la totalidad del estudio.

Sólo se ha encontrado en pinares, de *Pinus sylvestris* y de *Pinus nigra* (Tabla 5.3.106). Casi exclusivamente se ha hallado en musgos que siempre han sido de la especie *Hypnum cupressiforme* (Tabla 5.3.106).

En las muestras siempre estaba con *Macrobiotus terminalis* y en la mitad de ellas con *Astatumen trinacriae* y *Echiniscus merokensis*. Compartía siempre la biocenosis con ácaros, nematodos, rotíferos y colémbolos, y en la muestra de hojarasca apareció con poliquetos.

Tabla 5.3.106: Valores de las variables ambientales en las muestras donde aparece *Murrayon dianeae*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.1	1100	<i>Pinus nigra</i>	MRP	22	1,9	87	73	0,40	NE	<i>Hypsum cupressiforme</i>
			MRO	20	0	56	73	0,73	NE	<i>Hypsum cupressiforme</i>
12.2	1600	<i>Pinus sylvestris</i>	HP	13	0	30	0	1,51	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			MRP	15	0,8	34	76	0,87	E	<i>Hypsum cupressiforme</i>
			MRO	22	0	7	76	0,82	E	<i>Hypsum cupressiforme</i>

5.- Discusión

Murrayon dianeae se distingue del resto de las especies del género porque presenta una cutícula punteada uniformemente. En la Tabla 5.3.107 se presentan las diferencias y semejanzas entre las especies del género *Murrayon*. *Murrayon dianeae* se parece a *Murrayon stellatus*, de la que se diferencia porque la segunda especie tiene una escultura cuticular más evidente, visible, incluso a pocos aumentos, y presenta dos bandas dorsolaterales que *Murrayon dianeae* no tiene (Tabla 5.3.107), el bulbo faríngeo es claramente redondo y el primer macroplacode es más largo que los otros dos (Guidetti, 1998). Además, las diplouñas de *Murrayon dianeae* son más pequeñas, respecto a las de *Murrayon stellatus*, en animales de la misma longitud (Guidetti, 1998). *Murrayon hibernicus* también presenta las dos bandas dorsolaterales que no tiene *Murrayon dianeae*, aunque están menos marcadas que en *Murrayon stellatus* (Tabla 5.3.107). El tipo de puntos de la cutícula de *Murrayon hibernicus* es distinto al de *Murrayon stellatus* (Tabla 5.3.107).

El huevo de *Murrayon dianeae* se parece tanto al de *Murrayon stellatus* como al de *Murrayon hibernicus*. Se diferencian porque en *Murrayon dianeae*, las estructuras terminan en una espina larga, que es corta en *Murrayon stellatus* y no existe en *Murrayon hibernicus* (Tabla 5.3.107).

Tabla 5.3.107: Diferencias y semejanzas entre *Murrayon dianeae* y las otras especies del género. Información obtenida de Guidetti (1998). P U = cutícula punteada uniformemente; P B1 = cutícula punteada con dos bandas dorsolaterales muy marcadas; P B2 = cutícula punteada con dos bandas dorsolaterales poco marcadas; L = lisa; C R = corto y robusto; L F = largo y fino; P M = constricción poco marcada; Prof = constricción profunda. Tipos de estructuras en los huevos : H1 = de bastoncillo, a: con espinas largas en el ápice, b: con espinas cortas en el ápice, c: sin espinas en el ápice; H2 = cáliz invertido o cilindro; H3 = huevos lisos; H4 = tubérculos rígidos y pequeños; H5 = cónicos y grandes.

	<i>M. dianeae</i>	<i>M. stellatus</i>	<i>M. hibernicus</i>	<i>M. hastatus</i>	<i>M. ovoglabbellatus</i>	<i>M. pullari</i>	<i>M. nocentinae</i>
Cutícula	P U	P B1	P B2	L	L	L	L
Forma macroplacoides	C R	L F	C R	L F	C R	C R	C R
Constricción en el primer macroplacode	P M	P M	P M	Prof	P M	Prof	Prof
Forma de las estructuras de los huevos	H1a	H1b	H1c	H2	H3	H4	H5

6.- Distribución

Murrayon dianeae se ha citado en Europa (la localidad tipo se sitúa en Disko Island, Groenlandia) y Norte América. Se ha encontrado en Madrid, España, en el Puerto de Canencia (que se corresponde con el punto de muestreo 12.2 de este trabajo) (Guil, 2002).

La distribución de la especie en la zona estudiada se presenta en la Figura 5.3.83. Se restringe a una región central y a otra sur-occidental de la Sierra.

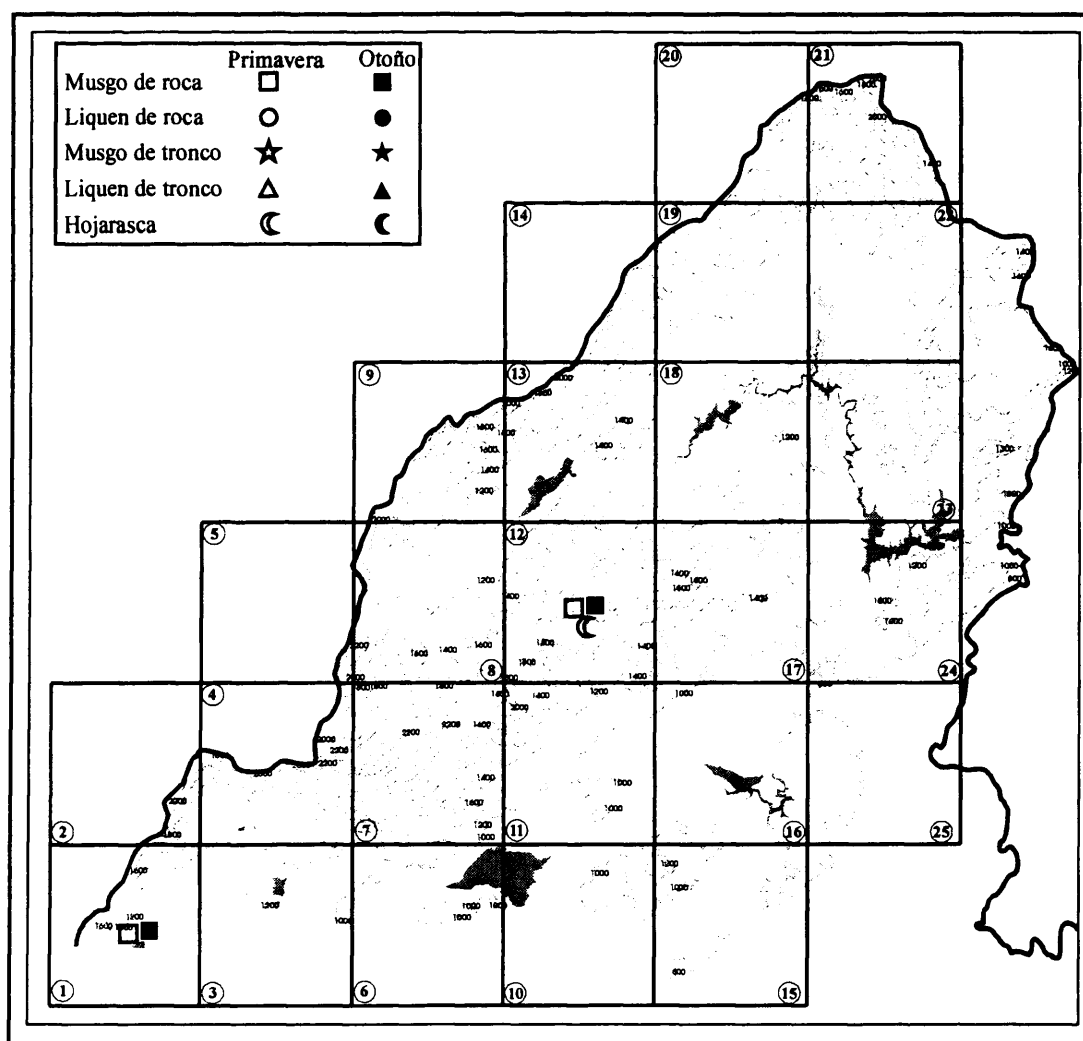


Figura 5.3.83: Distribución de *Murrayon dianeae* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

CLASE HETEROTARDIGRADA Marcus, 1927

Diagnosis de la Clase (según Ramazzotti y Maucci, 1983).

Tiene apéndices cefálicos, incluido el cirro lateral A.

El bulbo faríngeo no tiene placoides separados y distintos entre sí, pero puede haber una barrera cuticular continua (*listerelle*).

ORDEN ECHINISCOIDES Marcus, 1927

Diagnosis del Orden (según Ramazzotti y Maucci, 1983).

Las uñas se insertan sobre unas pequeñas papilas que están en el extremo de las patas (que no son digitadas).

No tiene cirro mediano.

FAMILIA ECHINISCIDAE Thulin, 1928

Diagnosis de la Familia (según Ramazzotti y Maucci, 1983).

Presenta una coraza dorsal formada por placas.

Cada pata tiene cuatro uñas.

Género *Echiniscus* Schultze, 1840

Diagnosis del Género (según Ramazzotti y Maucci, 1983).

La coraza dorsal está constituida por las siguientes placas: placa cefálica, placa escapular, primera placa mediana, primera placa par, segunda placa mediana, segunda placa par, tercera placa mediana (según la especie está presente o ausente) y placa terminal.

Especie tipo: *Echiniscus testudo* (Doyère, 1840).

5.3.3.41.- *Echiniscus blumi* Richters, 1903

Sinonimias: *Echiniscus ramazzotti* Binda y Pilato, 1969

Echiniscus punctulatus Mihelcic, 1955

Echiniscus bellus Mihelcic, 1955

1.- Descripción morfológica

Los ejemplares de esta especie presentan una escultura en las placas que es de dos tipos según cómo se enfoque el objetivo. Con un determinado enfoque se observa una escultura formada por polígonos oscuros, rodeados de puntos muy finos también oscu-

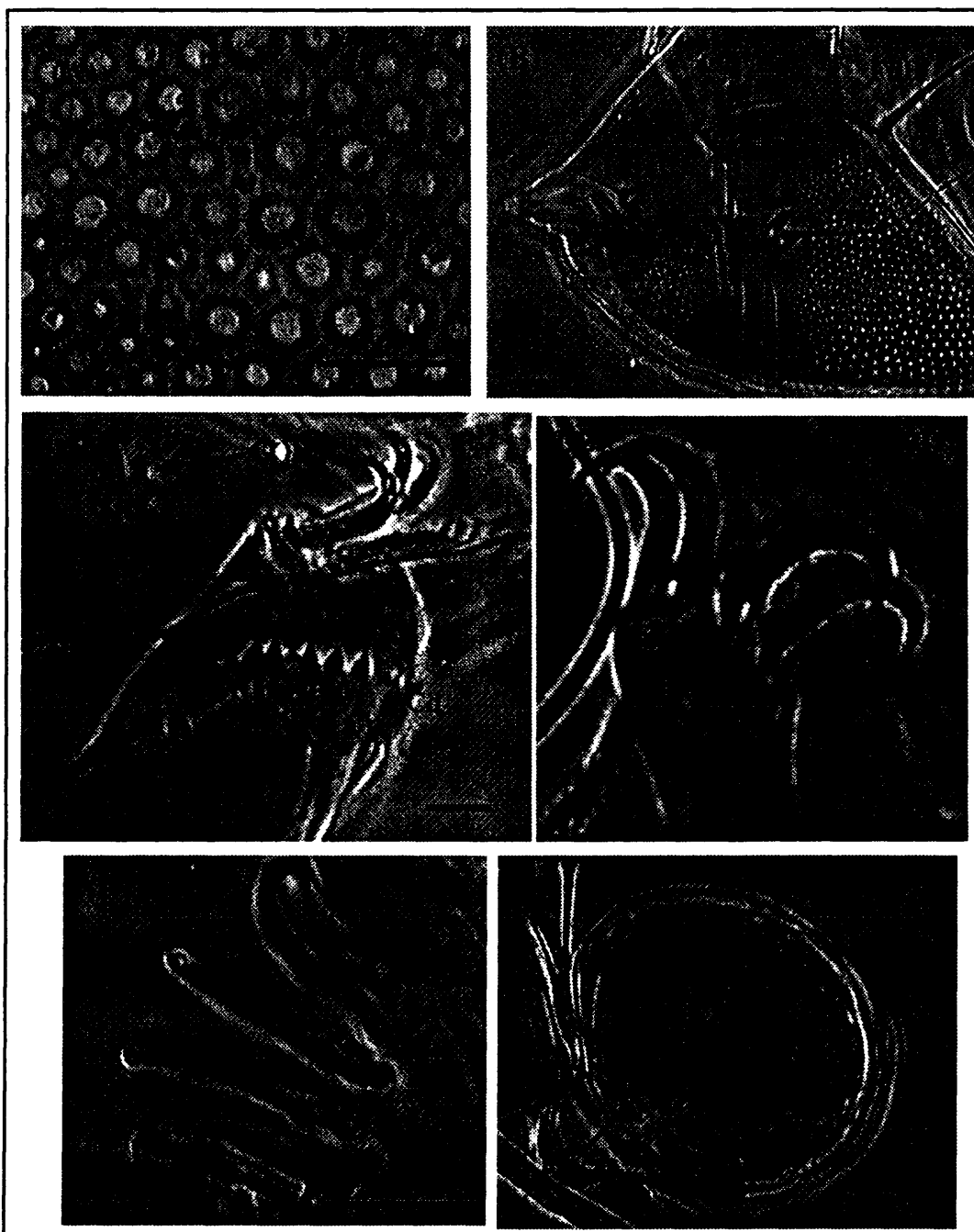


Figura 5.3.84: Imágenes de algunas estructuras de *Echiniscus blumi*. (A) Detalle de la escultura ("grande") de la cutícula; (B) región cefálica; (C) cuarto par de patas; (D) segundo par de patas; (E) cuarto par de patas; y (F) un huevo con embrión dentro. Cirro A = cirro lateral A; CirrCI = cirro cefálico interno; CirrCE = cirro cefálico externo; PC = papila cefálica; Fil B = filamento B; Cl^{*} = *clavae* primaria; G = gonoporo femenino; Cd = collar dentado; P = papila; UE = uñas externas; UI = uñas internas. Barras = 0,01 mm.

ros, con una mancha circular clara en el centro, y con otro enfoque, los polígonos aparecen claros y la mancha del centro es oscura (Figura 5.3.84.A). Este tipo de escultura se denomina tipo *blumi* (Figura 5.3.84.A), que desaparece entre la segunda y la tercera placa par (para ver un esquema de las placas Figura 2.1.3). La segunda placa mediana puede presentar una franja transversal lisa. La tercera placa mediana está ausente. La placa terminal no está dividida y presenta dos *intaccature*, una a cada lado.

Presentan manchas oculares en la región cefálica.

Normalmente aparecen los apéndices laterales en posición B (Figura 5.3.84.B), C, y D, con forma de filamentos (para ver un esquema de las posiciones de los apéndices: Figura 2.1.3). También pueden presentar una pequeña espina en la posición E. El apéndice dorsal C (denominado Cd) es un filamento y el D (denominado Dd) una espina, de mediana longitud, corta o muy corta (Ramazzotti y Maucci, 1983).

Las patas están parcialmente esculpidas en el lado externo. El primer par de patas tiene una espina y el cuarto par una papila y el collar dentado (Figura 5.3.84.C) con 6-10 dientes (Ramazzotti y Maucci, 1983). Las uñas internas de todas las patas poseen un gancho en la base (Figura 5.3.84.D). Las uñas externas del cuarto par de patas tienen una, dos o tres puntas en la base (Figura 5.3.84.E), mientras que en las otras patas esta base es lisa (Figura 5.3.84.D). A veces las uñas externas del tercer par de patas también presentan puntas en la base.

Los ejemplares más jóvenes tienen 4 uñas por pata y no presentan el filamento en posición B. Los individuos juveniles tienen 2 uñas por pata y pueden tener todos los apéndices, incluido el B.

Los huevos los ponen dentro de la exuvia en número de 3 a 5. A veces en el interior de los huevos se ven los embriones más o menos desarrollados (Figura 5.3.84.F).

2.- Material estudiado

Echiniscus blumi se ha encontrado en 35 puntos de muestreo y en 72 muestras, con una hasta seis muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.108). En las 72 poblaciones estudiadas se han contabilizado 1.301 individuos, 852 de ellos hembras, 21 machos y 3 ejemplares juveniles (Tabla 5.3.108). En el género *Echiniscus* existe el dimorfismo sexual; las hembras tienen un gonoporo entre las patas del cuarto con forma de flor (Figura 2.1.3), que no tienen los machos, además, los ejemplares juveniles se pueden identificar porque presentan dos uñas por pata en vez de cuatro. Las muestras eran de

Tabla 5.3.108: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Echinicus blumi*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.2	MR	2	1				2	2				4
	LR	18	17				13	13				31
	MT	18	7				17	13		1		35
	LT											0
	H											0
2.1	MR	1	1				32	16	2			33
	LR	1	1				8	4				9
	MT											0
	LT											0
	H											0
2.2	MR	19	10	2			39	30	1			58
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
2.3	MR	1	1									1
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
3.1	MR											0
	LR	8	4									8
	MT											0
	LT											0
	H											0
4.1	MR						1	1				1
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
4.2	MR											0
	LR						3	3				3
	MT											0
	LT											0
	H											0
5.1	MR	77	35	10			6	27	18		4	104
	LR	9	3				3	4	2			13
	MT											0
	LT											0
	H											0
6.3	MR											0
	LR	15					49	43			11	64
	MT											0
	LT											0
	H											0
7.1	MR	1	1									1
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
7.2	MR						8	7				8
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
7.3	MR	13	5									17
	LR	7	6									20
	MT											0
	LT											0
	H											0
8.1	MR	245	197				2	60	44		9	305
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
8.2	MR											0
	LR							1	1			1
	MT											0
	LT											0
	H											0
9.2	MR											0
	LR							1	1			1
	MT											0
	LT	1	1									1
	H											0
9.3	MR							1				1
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
10.1	MR							1				1
	LR							3	2			3
	MT											0
	LT											0
	H											0
11.1	MR	100	18				2	133	98	3	1	233
	LR	71	54	1			7	183	132	1	8	254
	MT	1	1									1
	LT											0
	H	cut					2					0
11.2	MR											0
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	1										1
11.3	MR	4						6	3			10
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H	1	1									1
12.1	MR	2	1									2
	LR	2										2
	MT	1						5	4		1	6
	LT											0
	H											0
12.3	MR	1										1
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0

Tabla 5.3.108 (Continuación)

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
13.1	MR	1		1								1
	LR	2	2									2
	MT											0
	LT											0
	H											0
15.2	MR	1										1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
15.3	MR	1	1									1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
16.2	MR	1										1
	LR	1	1				2	1				3
	MT											
	LT											0
	H											0
18.1	MR	1	1									1
	LR	4	2				1					5
	MT											0
	LT											0
	H											0
19.1	MR											0
	LR						23	18				23
	MT											
	LT											
	H											0
19.3	MR	1					6	6				7
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
22.1	MR	5	1									5
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
22.2	MR											0
	LR	3	2									3
	MT											
	LT											0
	H											0
23.1	MR											0
	LR	3	2									3
	MT											
	LT											0
	H											0
23.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						2	1				2
24.3	MR						1	1				1
	LR						5	3				5
	MT											
	LT											0
	H						1					1
25.1	MR											0
	LR											0
	MT	2	1									2
	LT											0
	H											0
N° Puntos Total		N° muestras estudiadas		N° ejemplares Primavera			N° ejemplares Otoño			Total		
35		72		646			655			1301		

todos los hábitats y sustratos estudiados en este trabajo tanto de primavera como de otoño, aunque había un mayor número de musgo y líquen de roca (Tabla 5.3.108). Las hembras se han encontrado en todos los hábitats y sustratos en las dos épocas del año, excepto en LTO (Tabla 5.3.108), mientras que los machos han aparecido en musgo y líquen de roca en ambas épocas del año (Tabla 5.3.108). Los ejemplares juveniles se han hallado en otoño, en musgo de roca y de tronco (Tabla 5.3.108).

Además, se han encontrado 34 cutículas asignables a esta especie, 25 de ellas hembras y, de éstas, 22 con huevos en el interior, con 2 hasta 4 huevos por cutícula. Se han contabilizado un total de 57 huevos (Tabla 5.3.108). Han aparecido en muestras de LRP, MRP, LRO, MRO y HP (Tabla 5.3.108).

3.- Variabilidad poblacional

En la Figura 5.3.85 se ha representado la variedad de morfotipos de la especie *Echiniscus blumi* que han aparecido en este trabajo. Del total de ejemplares estudiados un 84% se corresponde con el morfotipo típico (filamentos laterales en las posiciones B, C y D), en un 14% faltaba uno de los filamentos B, y en menos de un 1% de los individuos puede faltar: un filamento C, o un filamento D, o un filamento B y otro C, o un filamento B y otro D, o un filamento C y otro D (Figura 5.3.85). En todos los ejemplares aparece un filamento en Cd y una espina en Dd, salvo en un individuo de una población al que le faltaban las espinas dorsales en posición D. A los tres ejemplares juveniles les faltaba un filamento en la posición B. El 35% de las poblaciones estudiadas sólo presentaban individuos con el morfotipo típico (filamentos laterales en B, C y D), en el 90% de las poblaciones había algún ejemplar con este morfotipo típico, y un 9% de las poblaciones contenía individuos a los que les faltaba algún apéndice lateral. La presencia del apéndice E lateral era muy variable, apareciendo ejemplares con este apéndice sólo en un 9% de las poblaciones.

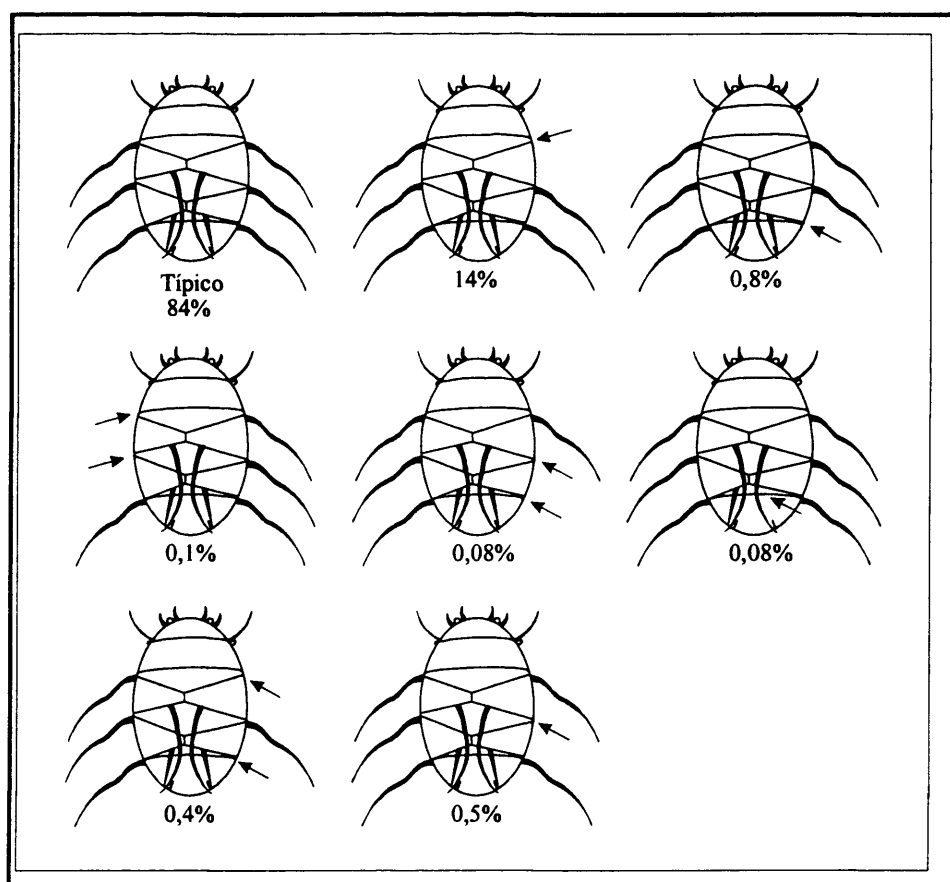


Figura 5.3.85: Morfotipos de *Echiniscus blumi* que aparecieron en este trabajo. Bajo cada figura se indica el porcentaje de representatividad de cada morfotipo en el total de ejemplares encontrados en el área estudiada.

Se ha observado que la escultura de la cutícula en esta especie puede presentar distintos tamaños en relación al tamaño total de los ejemplares; así se han creado tres categorías: "pequeña", cuando los polígonos que forman la escultura son pequeños, "mediana" y "grande" (Figura 5.3.84.A). El 90% de los ejemplares estudiados presentaban la escultura de la cutícula tipo *blumi* denominada "grande", 58 individuos presentaban la "mediana" y 32 la "pequeña". En la gran mayoría de las poblaciones aparecían ejemplares con la escultura "grande", aunque mezclados con los que la tenían "mediana" y/o "pequeña".

En 9 de las poblaciones estudiadas se encontraron individuos con 2 puntas en la base de las uñas externas en el cuarto par de patas, aunque la inmensa mayoría sólo presentaba una punta.

No se ha podido determinar la presencia o la ausencia de manchas oculares en ningún ejemplar.

Los individuos de *Echiniscus blumi* estudiados en la Sierra tenían una longitud total media de 507 μm , con una desviación estándar de 85 μm , un límite inferior de 208 μm y uno superior de 748 μm . Ramazzotti y Maucci (1983) estudiaron ejemplares cuya longitud total oscilaba entre 300 y 450 μm , aunque la mayoría estaba alrededor de 325 μm ; valores por debajo de los encontrados en la Sierra. Las hembras median entre 208 y 748 μm , los machos entre 319 y 693 μm , y los juveniles entre 264 y 297 μm . Cabe resaltar que la longitud mínima de las hembras es inferior a la de los juveniles y que los juveniles nunca superan las 300 μm .

4.- Autoecología

Echiniscus blumi se ha encontrado en puntos de muestreo con un intervalo de altitud casi tan amplio como el encontrado en el conjunto del estudio (Tabla 5.3.109). Apareció en muestras con un intervalo de temperatura, luminosidad, distancia hasta el suelo y peso seco tan amplio como el hallado en la totalidad del estudio, pero donde había viento muy suave (Tabla 5.3.109).

Principalmente apareció en robledales y encinares, aunque también en pinares (de *Pinus sylvestris* y de *Pinus pinea*), praderas y zonas con matorrales xerófilos (Tabla 5.3.109). Se ha encontrado, sobre todo, en musgos de los géneros *Grimmia*, *Racomitrium* y *Orthotrichum*, y en líquenes del género *Xanthoparmelia* (Tabla 5.3.109).

En las muestras estaba con frecuencia con otros miembros de la serie *blumi-canadensis*, principalmente, *Echiniscus trisetosus*, *Echiniscus canadensis* y *Echiniscus*

Tabla 5.3.109: Valores de las variables ambientales en cada muestra donde ha aparecido *Echiniscus blumi*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.2	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	LRP	21	2,2	603	25	0,30	O	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
			MRP	21	2,2	603	25	0,53	O	<i>Grimmia laevigata</i>
			MTP	21	0	35	10	0,78	NO	<i>Leucodon scirvuides</i>
			LRO	23	0	156	25	0,33	O	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
			MRO	23	0	156	25	0,45	O	<i>Grimmia laevigata</i>
			MTO	22	0	15	10	0,99	NO	<i>Leucodon scirvuides</i>
2.1	1220	Pastizal	LRP	26	0	125	35	0,78	O	<i>Lasallia pustulata</i>
			MRP	26	0	168	30	1,05	O	<i>Racomitrium heterostichum</i>
			LRO	23	0	188	35	0,37	O	<i>Lasallia pustulata</i>
			MRO	23	0	175	30	1,04	O	<i>Racomitrium heterostichum</i>
2.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	22	0	58	55	0,52	N	<i>Racomitrium heterostichum</i>
			MRO	19	0	35	55	0,55	N	<i>Racomitrium heterostichum</i>
2.3	1400	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	18	2,6	23	50	0,79	SO	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>
3.1	1020	<i>Alnus glutinosa</i>	LRP	20	0	25	25	0,32	SO	<i>Xanthoparmelia conspersa</i>
4.1	1720	Pradera con <i>Pinus nigra</i>	MRO	17	1,5	121	13	2,46	N	<i>Ceratodon purpureus</i>
4.2	1500	<i>Pinus sylvestris</i>	LRO	16	0	32	45	0,26	O	<i>Lasallia pustulata</i>
5.1	1920	<i>Pinus sylvestris</i>	LRP	25	2,1	925	78	0,40	SE	<i>Umbilicaria cinerascens</i>
			MRP	25	2,1	852	66	0,90	NO	<i>Grimmia laevigata</i>
			LRO	20	10	48	65	0,21	SE	<i>Umbilicaria cinerascens</i>
			MRO	20	0	37	75	2,81	NO	<i>Grimmia laevigata</i>
6.3	960	<i>Juniperus sp</i>	LRP	22	2,0	90	9	0,54	E	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
			LRO	25	0	53	9	0,46	E	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
7.1	1040	Afloramiento rocoso	MRP	22	0	297	170	1,20	P	<i>Grimmia pulvinata</i>
7.2	1640	Pradera	MRO	25	0	292	19	0,71	N	<i>Orthotrichum lyelli</i>
7.3	960	<i>Pinus pinea</i>	LRP	25	0	187	18	0,24	S	<i>Pseudoevernina furfuracea</i>
			MRP	25	0	145	12	0,36	S	<i>Grimmia trichophylla</i>
			LRO	26	0	25	20	0,16	P	<i>Pseudoevernina furfuracea</i>
			MRO	26	0	28	12	0,28	S	<i>Grimmia trichophylla</i>
8.1	1480	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	24	1,9	163	20	0,49	SO	<i>Orthotrichum rupestre</i>
			MRO	14	0	7	20	0,35	SO	<i>Orthotrichum rupestre</i>
8.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	LRO	13	0	86	18	0,70	P	<i>Parmelina tiliacea</i>
9.2	1120	<i>Fraxinus angustifolia</i>	LTP	18	1,5	90	67	1,40	S	<i>Xanthoparmelia conspersa</i>
9.2	1120	Pradera	LRO	26	0	57	70	0,13	NO	<i>Lecanora sp.</i>
9.3	1160	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRO	26	1	28	2	0,43	N	<i>Grimmia pulvinata</i> + <i>Homalothecium sericeum</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
10.1	980	<i>Pinus pinea</i>	LRO	18	0	19	9	0,66	SO	<i>Melanelia exasperata</i>
			MRO	18	0	39	55	1,11	SO	<i>Tortula ruralis</i>
11.1	1260	<i>Pinus sylvestris</i>	LRP	16	1,5	18	54	0,23	S	<i>Parmelia sulcata</i>
			MRP	16	1,9	15	20	0,16	S	<i>Orthotrichum lyelli</i>
			MTP	15	0	11	0,5	0,23	N	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>
			HP	15	1,5	95	0	2,75	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			LRO	17	0	8	26	0,32	S	<i>Parmelina tiliacea</i>
			MRO	17	0	8	20	0,32	S	<i>Orthotrichum lyelli</i>

Tabla 5.3.109 (Continuación)

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
11.2	960	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Juniperus communis</i>	HP	25	1,6	625	0	1,21	P	<i>Juniperus communis</i>
11.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	1,8	630	0	0,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			MRP	19	1,3	130	22	0,44	NO	<i>Hypnum cupressiforme</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
			MRO	17	0	124	22	0,53	NO	<i>Grimmia trichophylla</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	LTP	19	0	15	62	0,28	N	<i>Parmelia sulcata</i>
			MRP	19	0	18	51	0,42	P	<i>Hedwigia stellata</i>
			MTP	20	0	9	42	0,44	S	<i>Orthotrichum rupestre</i>
			MTO	23	0	3	42	0,18	S	<i>Orthotrichum rupestre</i>
12.3	1360	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	12	2,0	76	31	0,51	P	<i>Hypnum cupressiforme</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
13.1	1120	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRP	25	0,8	368	65	0,87	N	<i>Lasallia pustulata</i>
			MRP	25	0,8	368	57	1,86	N	<i>Racomitrium heterostichum</i>
15.2	840	Matorral xerófilo	MRP	18	1,5	89	8	2,17	N	<i>Grimmia pulvinata</i>
15.3	740	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	24	0	264	53	2,33	P	<i>Grimmia laevigata</i> + <i>Racomitrium affine</i>
16.2	900	Matorral xerófilo	LRP	26	1,3	700	21	0,56	N	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
			MRP	26	1,3	719	11	0,74	N	<i>Grimmia trichophylla</i>
			LRO	18	0	51	21	0,49	N	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
18.1	1040	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRP	21	0	499	3	0,48	P	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			MRP	21	0	235	4	0,16	SE	<i>Grimmia laevigata</i>
			LRO	20	1,2	321	3	0,41	P	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
19.1	1040	Pradera	LRO	24	0	558	130	0,56	S	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
19.3	1220	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	23	0	125	75	0,67	P	<i>Leucodon sciruoideus</i>
			MRO	17	0	38	75	0,49	P	<i>Leucodon sciruoideus</i>
22.1	1280	Matorral xerófilo	MRP	22	1,8	120	67	3,07	NO	<i>Polytrichum piliferum</i>
22.2	1000	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRP	26	1,6	82	36	0,95	O	<i>Cladonia foliacea</i>
23.1	920	<i>Pinus pinea</i>	LRP	17	0	395	12	0,26	SE	<i>Physcia tenella</i>
23.3	1040	<i>Cistus populifolius</i>	HO	16	0,5	260	0	1,67	P	<i>Cistus populifolius</i>
24.3	1000	<i>Cistus ladanifer</i>	HO	16	0	16	0	0,68	P	<i>Cistus ladanifer</i>
			LRO	16	0	36	36	0,38	NO	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			MRO	16	0	37	32	0,78	NO	<i>Racomitrium heterostichum</i>
25.1	920	<i>Quercus rotundifolia</i>	MTP	18	0	34	16	0,30	E	<i>Hedwigia stellata</i>

mediantus. También apareció con los eutardígrados *Ramazzottius oberhaeuseri*, *Milnesium tardigradum* y *Macrobiotus terminalis*. En dos muestras de musgo de roca de primavera se han encontrado sin ninguna otra especie de tardígrado. Casi siempre compartía la biocenosis con ácaros, nematodos y rotíferos, y en un tercio de las muestras, con colémbolos.

5.- Discusión

Echiniscus blumi inicia una serie denominada *blumi-canadensis*, que está compuesta por especies del género *Echiniscus* que tienen filamentos en la posición Cd y espi-

nas en la Dd, presentan una o dos puntas en las uñas externas del cuarto par de patas y no tienen apéndices dorsolaterales (Maucci, 1985). Esta serie, *blumi-canadensis*, se engloba dentro del complejo *blumi*, junto a otros tres grupos: (1) *granulatus* (se caracteriza por tener espinas en las posiciones Cd y Dd, no tener apéndices dorsolaterales y presentar la base de las uñas externas del cuarto par de patas lisa), (2) *spitbergensis* (se distingue por tener filamentos o espinas en las posiciones Cd y Dd, la base de las uñas del cuarto par de patas lisa y presentar apéndices dorsolaterales) y (3) *militaris* (se identifica por tener espinas en las posiciones Cd y Dd y E lateral, presentar apéndices en posición Bd, la base de las uñas del cuarto par de patas lisa y no presentar apéndices dorsolaterales). Todos ellos caracterizados por tener una escultura tipo *blumi*, presentar siempre apéndices dorsales en las posiciones Cd y Dd, no tener filamentos laterales en E y poseer un gancho en la base de todas las uñas internas.

La serie *blumi-canadensis* está compuestas por las siguientes especies: *Echiniscus blumi*, *Echiniscus bisetosus*, *Echiniscus canadensis*, *Echiniscus mediantus* y *Echiniscus trisetosus*. Las especies de esta serie se diferencian por la presencia o ausencia de filamentos o espinas laterales y su localización:

<u>Especies</u>	<u>Filamentos laterales</u>	<u>Espinas laterales</u>
<i>Echiniscus blumi</i>	B, C y D	_____
<i>Echiniscus trisetosus</i>	C y D	_____
<i>Echiniscus mediantus</i>	C	_____
<i>Echiniscus canadensis</i>	_____	_____
<i>Echiniscus bisetosus</i>	_____	C ó D

El problema con esta serie es que entre *Echiniscus blumi*, con el mayor número de apéndices laterales presentes, y *Echiniscus canadensis*, en el que han desaparecido todos ellos, hay ejemplares que presentan todos los pasos intermedios. Además, hay que tener en cuenta que los juveniles del género *Echiniscus*, que presentan longitudes menores a la de los adultos (y, por ello, menor número de apéndices), pueden poner huevos (Ramazzotti y Maucci, 1983).

Este dilema lo han interpretado de diversas maneras distintos autores. Cuènot (1932) defendió que se trataba de una serie ontogenética, con reducción progresiva en el número de apéndices, desde *Echiniscus blumi* hasta *Echiniscus canadensis*, y que las distintas variedades podían ser interfecundas entre sí, de forma que las asimetrías que se

encuentren en algunos individuos serían efecto de la heterocigosis. Marcus (1936) también apoyó la hipótesis de que se tratara de una serie ontogenética, pero con una adquisición de apéndices desde *Echiniscus canadensis* hasta *Echiniscus blumi*; de hecho, este autor abogó por la unión de estos morfotipos en una única especie, *Echiniscus blumi* (la más antigua). Esta posibilidad también la apoyan Binda y Guglielmino (1982), mientras que Ramazzotti y Maucci (1983) y Bertolani *et al.* (1990) todavía mantienen sus dudas. Los estudios ontogenéticos de todas las especies de la serie realizados por Ramazzotti y Maucci (1983) confirmaron que, de ser una serie ontogenética, lo sería en sentido de adquisición progresiva de apéndices. Por otro lado, las observaciones hechas por Marcus (1936) al criar huevos en el laboratorio, revelaron que los juveniles no tienen por qué presentar el mismo morfotipo que sus padres. Finalmente, Maucci (1979) propuso que se tratara de un efecto de radiación adaptativa; así, a partir de poblaciones con las cinco especies la variabilidad iría disminuyendo hasta llegar a poblaciones puras con un sólo tipo de especie. Quizá la opción más razonable sea la de preservar una sola especie, *Echiniscus blumi* por ser la más antigua y considerar al resto de las especies de la serie como variedades, aunque la solución habrá de pasar por más estudios ontogenéticos y moleculares. Puesto que no se ha llegado a un consenso, en este trabajo hemos descrito para cada especie los morfotipos que se han encontrado en la Sierra.

En la Tabla 5.3.110 se describen las agrupaciones de las distintas especies de la serie *blumi-canadensis* que han aparecido en este trabajo, y en qué muestras se han encontrado. Se han hallado poblaciones puras (sin mezcla de especies de la serie *blumi-canadensis*) de *Echiniscus blumi*, *Echiniscus canadensis*, *Echiniscus mediantus* y *Echiniscus trisetosus*, pero no de *Echiniscus bisetosus*. A diferencia de lo encontrado por Ramazzotti y Maucci (1983), las poblaciones puras de *Echiniscus blumi* son más frecuentes que las de *Echiniscus canadensis* (Tabla 5.3.110). Como en los trabajos de otros autores (Maucci, 1972 y 1985; Binda y Gluglielmino, 1982; Ramazzotti y Maucci, 1983) se han encontrado distintas agrupaciones que asocian a las especies de la serie *blumi-canadensis* en distintas combinaciones (Tabla 5.3.110). En este trabajo, la combinación más abundante ha sido la de *Echiniscus canadensis*, *Echiniscus mediantus* y *Echiniscus trisetosus*, seguida de la agrupación *Echiniscus blumi* y *Echiniscus trisetosus* (Tabla 5.3.110). La asociación más frecuentes que encontraron Ramazzotti y Maucci (1983) fue la de *Echiniscus canadensis* y *Echiniscus trisetosus*, también bien representada en este trabajo aunque no la más abundante. Otras combinaciones que también aparecieron con

Tabla 5.3.110: Agrupaciones de las distintas especies de la serie *blumi-canadensis* que se han encontrado en este trabajo y las muestras donde han aparecido. E. = *Echiniscus*; E. bis=*E. bisetosus*; E. blu=*E. blumi*; E. can=*E. canadensis*; E. med=*E. mediantus*; E. tri=*E. trisetosus*. MRP=musgo de roca de primavera; LRP=liquen de roca de primavera; MTP=musgo de tronco de primavera; LTP=liquen de tronco de primavera; HP=hojarasca de primavera; MRO=musgo de roca de otoño; LRO=liquen de roca de otoño; MTO=musgo de tronco de otoño; LTO=liquen de tronco de otoño; HO=hojarasca de otoño.

AGRUPACIÓN DE ESPECIES DE LA SERIE	MUESTRAS DONDE APARECEN
BLUMI-CANADENSIS	
<i>E. blu</i>	12.1.MTP, 12.3.MRP, 15.2.MRP, 15.3.MRP, 19.3.MRP, 2.3.MRP, 23.1.LTP, 7.1.MRP, 12.1.MTO, 23.3.HO, 5.1.LRO, 8.2.LRO
<i>E. can</i>	19.1.LRP, 7.1.HP, 1.3.HO, 16.1.LTO, 17.1.HO
<i>E. med</i>	1.3.MRP, 17.1.MTP, 22.3.HP
<i>E. tri</i>	10.1.LRP, 16.3.HP, 17.2.HP, 19.2.MRP, 20.2.MRP, 23.3.HP, 24.3.HP, 24.2.LRP, 25.1.LRP, 3.1.LTP, 3.3.MRP, 4.3.MRP, 5.2.MRP, 9.2.HP, 9.2.MRP, 11.1.MTO, 12.1.LRO, 12.1.MRO, 18.1.LTO, 18.3.MRO, 22.1.MRO, 23.3.MRO, 4.3.MRO, 7.1.MRO, 7.3.MTO
<i>E. blu + E. tri</i>	11.1.LRP, 11.1.MTP, 11.3.HP, 1.2.MTP, 2.1.LRP, 2.2.MRP, 22.1.MRP, 22.2.LRP, 5.1.LRP, 8.1.MRP, 9.2.LTP, 1.2.MTO, 2.1.LRO, 24.3.HO, 24.3.LRO, 4.1.MRO, 4.2.LRO, 5.1.MRO, 7.2.MRO, 8.1.MRO
<i>E. bis + E. tri</i>	24.3.MRP
<i>E. can + E. med</i>	1.2.HP
<i>E. can + E. tri</i>	10.1.LRP, 10.1.MRP, 17.3.MRP, 18.1.HP, 18.1.LTP, 18.1.MTP, 9.2.LRP, 13.3.MRO, 17.3.MRO, 19.2.MRO, 21.2.MRO, 23.1.MRO, 25.1.HO, 25.1.MRO, 6.1.MRO
<i>E. med + E. tri</i>	17.3.HO, 21.1.MRO, 25.1.LTO
<i>E. bis + E. can + E. tri</i>	23.2.MRP
<i>E. blu + E. can + E. tri</i>	11.1.MRP, 11.2.HP, 12.1.MRP, 13.1.MRP, 2.1.MRP, 25.1.LTP, 3.1.LRP, 5.1.MRP, 7.3.LRP, 19.3.MRO, 24.3.MRO, 6.3.LRO, 7.3.LRO, 9.3.MRO
<i>E. blu + E. med + E. tri</i>	7.3.MRP, 12.1.LRP, 7.3.MRO
<i>E. can + E. med + E. tri</i>	11.2.MRP, 13.3.MRP, 16.3.MRP, 17.1.LRP, 17.1.MRP, 17.2.MRP, 18.3.MRP, 6.2.HP, 9.3.MRP, 11.2.MRO, 16.2.MRO, 16.3.MRO, 17.1.MRO, 17.2.MRO, 18.1.MRO, 19.1.MRO, 20.2.LRO, 23.1.LRO, 23.2.MRO, 25.1.MTO, 6.3.MRO
<i>E. bis + E. can + E. med + E. tri</i>	23.1.MRP, 6.3.MRP, 1.2.LRO
<i>E. blu + E. can + E. med + E. tri</i>	11.3.MRP, 1.2.LRP, 13.1.LRP, 16.2.LRP, 18.1.LRP, 18.1.MRP, 23.1.LRP, 25.1.MTP, 6.3.LRP, 10.1.LRO, 10.1.MRO, 11.1.MRO, 11.3.MRO, 1.2.MRO, 16.2.LRO, 19.1.LRO, 2.1.MRO, 2.2.MRO, 9.2.LRO
<i>E. bis + E. blu + E. can + E. med + E. tri</i>	1.2.MRP, 16.2.MRP, 11.1.LRO, 18.1.LRO

frecuencia fueron la de *E. bisetosus*, *E. canadensis*, *E. mediantus* y *E. trisetosus* y la misma agrupación salvo que en vez de aparecer *E. bisetosus*, aparece *E. blumi* (Tabla 5.3.110). La serie completa (*E. blumi*, *E. bisetosus*, *E. canadensis*, *E. mediantus* y *E. trisetosus*) se ha detectado, aunque no fue muy frecuente (Tabla 5.3.110), lo mismo que ocurre en otros trabajos (Maucci, 1972; Binda y Guglielmino, 1982; Ramazzotti y Maucci, 1983).

La especie *Echiniscus blumi* presentó, en este trabajo, siete morfotipos, aparte del típico (filamentos en las posiciones B, C y D) (Figura 5.3.85). La disposición de los filamentos laterales diferencian a *Echiniscus blumi* de las otras especies de la serie y de otras especies del género que son cercanas, cuyas características se esquematizan en la Tabla 5.3.111. Tan sólo los juveniles con cuatro uñas por pata de *Echiniscus blumi* pueden confundirse con *Echiniscus trisetosus*, pues presentan la misma disposición y número de filamentos (Tabla 5.3.111). Los ejemplares con morfotipo típico de *Echiniscus blumi*, pero sin uno de los filamentos B laterales, se han considerado como *Echiniscus blumi* como defienden Binda y Guglielmino (1982) y no como *Echiniscus trisetosus*, como apoya Ramazzotti (Ramazzotti, 1972), ya que, como explican Binda y Guglielmino en su trabajo, incluyen un ejemplar que le falta un apéndice en la especie con más apéndices, lo que implica suponer que lo ha perdido o que aún no lo ha desarrollado, como se hace en el resto de las especies del género *Echiniscus*. El mismo razonamiento se ha seguido en todos los morfotipos intermedios de todas las especies de la serie *blumi-canadensis* del presente trabajo.

6.- Distribución

Echiniscus blumi se ha citado en Europa (en Noruega está la localidad tipo), Asia, el continente americano, África y Oceanía. Ha aparecido en Portugal, en las regiones de Beira Litoral y Tras os Montes e Alto Duero (Da Cunha, 1941; Maucci y Durante Pasa, 1985) y en España, en Cantabria (Mihelcic, 1955). Es la primera vez que se encuentra en la Comunidad de Madrid.

La distribución de la especie en la zona estudiada se presenta en la Figura 5.3.86. Ha aparecido en todas las cuadrículas estudiadas salvo en la número 17, en el centro-este de la Sierra.

Tabla 5.3.111: Diferencias y semejanzas entre las especies de la serie *blumi-canadensis* y otras especies del género *Echiniscus* que presentan una escultura en la cutícula similar a la tipo *blumi*. 1 = información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983; 2 = información obtenida de Moon y Kim, 1990. Cd = apéndice dorsal en la posición C; Dd = apéndice dorsal en la posición D. A = ausente; P = presente; F = filamento; Es = espina; D = diente. * = considerada por Ramazzotti y Maucci (1983), muy probablemente, sinonimia de *Echiniscus canadensis*; ** = a veces está ausente en los ejemplares juveniles; *** = La forma *Echiniscus bisetosus* "C" tiene una espina en la posición C y nada en la D, y la forma *Echiniscus bisetosus* "D" al revés. ¿? = información no disponible en la descripción. PIV = cuarto par de patas. Número de puntas en la base d elas uñas del cuanto par de patas: 1, 2, 3 ó lisa (L). En negrita se indican las especies que han aparecido en este trabajo.

	<i>E. blumi</i> ¹	<i>E. bisetosus</i> ¹	<i>E. canadensis</i> ¹	<i>E. mediantus</i> ¹	<i>E. trisetosus</i> ¹	<i>E. blumi schizofilius</i> ¹	<i>E. clavisetosus</i> ¹	<i>E. dearmatus</i> ¹ *	<i>E. osellai</i> ¹	<i>E. granulatus</i> ¹	<i>E. hoonsooi</i> ²
Tercera placa mediana	A	A	A	A	A	A	A	A	A	P	P
Apéndices en B	F**	A	A	A	A	F	F	A	A	F	A
Apéndices en C	F	Es/A***	A/Es	F	F/Es	F	F	A	Es	F	Es
Apéndices en D	F	Es/A***	A	A/Es	F/Es	F	F	A	Es	F	Es
Apéndices en E	D/A	¿?	D/A	¿?	D/A	D/A	¿?	¿?	D/A	D	Es
Apéndices en Cd	F	F	F	F	F/Es	F	F	A	Es	Es/F	A
Apéndices en Dd	Es	Es	Es/A	Es	Es/D/A	Es	A	A	Es	Es/A	A
Base de las uñas externas de PIV	1/2/3	L/1/2	1/2	1/L	1/2/3	1/2/3	L	1	1/2	L	L

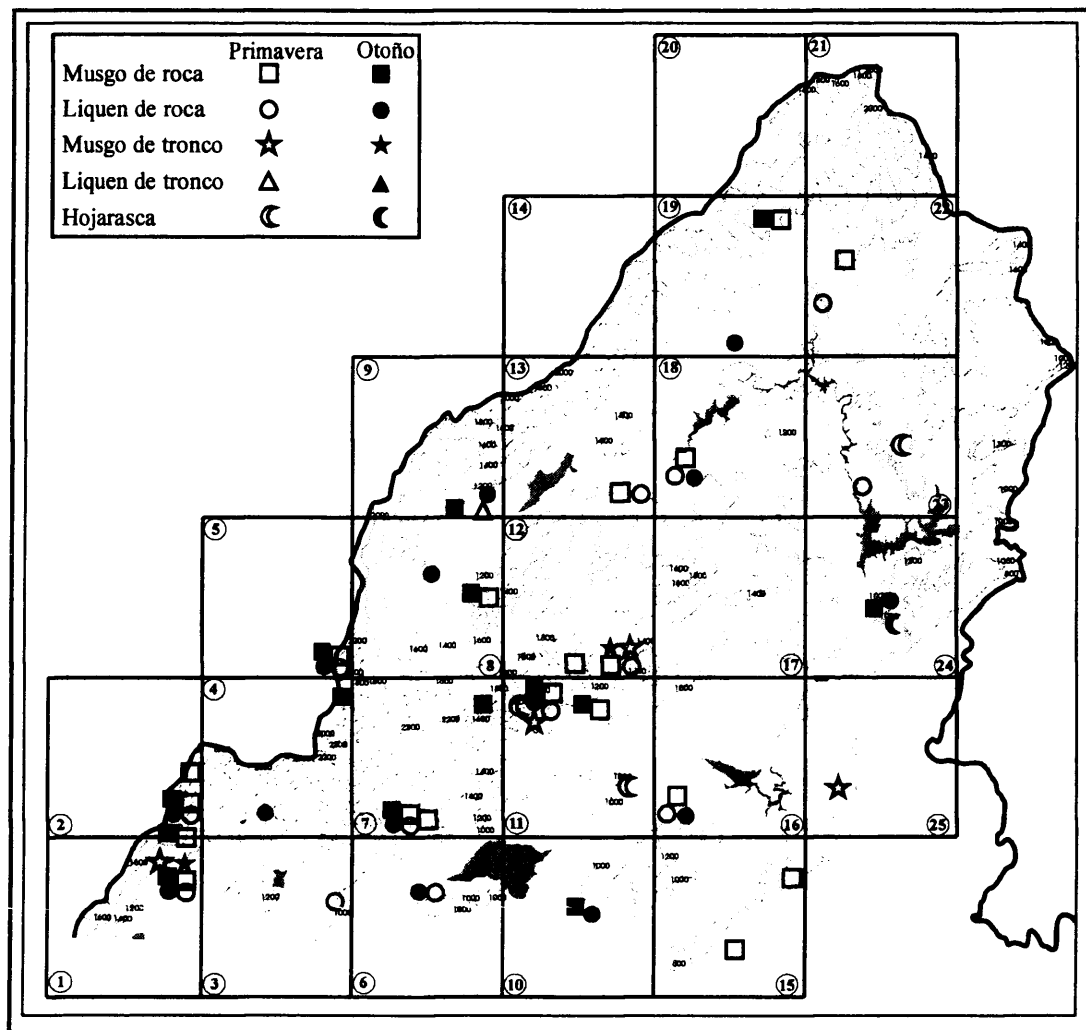


Figura 5.3.86: Distribución de *Echiniscus blumi* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.42.- *Echiniscus bisetosus* Heinis, 1908

1.- Descripción morfológica

Los individuos de esta especie presentan una cutícula con la escultura tipo *blumi* (Figura 5.3.84.A). Con un determinado enfoque se observa una escultura formada por polígonos oscuros, rodeados de puntos muy finos también oscuros, con una mancha circular clara en el centro, y con otro enfoque, los polígonos aparecen claros y la mancha del centro oscura. No tienen tercera placa mediana. Hay una zona con escultura delimitada lateralmente por la segunda placa par y la placa terminal. La placa terminal presenta dos incisiones denominadas *intaccature*.

Lateralmente, tienen el cirro A. Además presentan o una espina corta en C, y entonces los ejemplares que la presentan se denominan "*bisetosus* C" o una espina corta en posición D, y entonces se llaman "*bisetosus* D" (Ramazzotti y Maucci, 1983). Estos apéndices, en posición C o D, pueden aparecer en un sólo lado o en forma de doble espina (una espina normal en cuya base se inserta otra más corta). En la posición C dorsal, Cd, hay filamentos que son más largos que el cirro A, y en la posición D dorsal, Dd, hay una espina corta.

El cuarto par de patas presenta un collar dentado y una papila. Las uñas externas del cuarto par de patas pueden tener una o dos puntas rectas en la base de la uña, mientras que las uñas internas presentan un gancho corto y curvado. En el resto de las patas las uñas externas tienen lisa la base y las internas tienen un gancho (Figura 5.3.84.D y 5.3.84.E).

Los huevos son de color marrón-rojizo y los ponen dentro de la exuvia en número de 4 a 5.

2.- *Material estudiado*

Esta especie ha aparecido en 8 puntos de muestreo y en 8 muestras (Tabla 5.3.112). En las ocho poblaciones analizadas se han encontrado 11 individuos, 2 machos y 2 hembras (Tabla 5.3.112). Las muestras eran de MRP y de LRO (Tabla 5.3.112). Hembra y machos han aparecido en MRP (Tabla 5.3.112). No se han encontrado ni huevos ni cutículas de esta especie.

3.- *Variabilidad poblacional*

Seis de las ocho poblaciones estudiadas sólo presentaban individuos de la forma *bisetosus* C y las otras dos poblaciones sólo contenían ejemplares de la forma *bisetosus* D. En ningún caso aparecen poblaciones con individuos de una y otra forma mezclados. En los once ejemplares de la Sierra estudiados se han observado dos submorfotipos dentro de cada forma típica descrita (*bisetosus* C y *bisetosus* D), en ambos casos se trata de ejemplares que en vez de presentar dos espinas (en posición C ó D, según el morfotipo), una a cada lado, la presentaban en un sólo lado (Figura 5.3.87). El diente en la posición E lateral tenían una gran variabilidad en cuanto a su presencia. En dos poblaciones todos los individuos los presentaban, en cinco no y en una población había ejemplares que lo presentaban junto con otros que no lo tenían.

Tabla 5.3.112: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Echiniscus bisetosus*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.2	MR	2		2								2
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
6.3	MR	1										1
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
11.1	MR											0
	LR						2					2
	MT											0
	LT											0
	H											0
16.2	MR	1										1
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
18.1	MR											0
	LR						1					1
	MT											0
	LT											0
	H											0
23.1	MR	1	1									1
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
23.2	MR	1	1									1
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
24.3	MR	2										2
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
N° Puntos Total		N° muestras estudiadas		N° ejemplares Primavera			N° ejemplares Otoño			Total		
8		8		8			3			11		

Los individuos estudiados de *Echiniscus bisetosus* mostraron un tamaño de la escultura tipo *blumi* “pequeño” o “mediano”, y no aparecieron ejemplares de ambos tipos cohabitando en las poblaciones.

Casi todos los individuos analizados presentaban una sola punta en la base de las uñas externas del cuarto par de patas, salvo en una población, de liquen de roca, en la que ambas uñas tenían dos puntas.

No se ha podido determinar la presencia o la ausencia de manchas oculares en ningún individuo.

Los ejemplares estudiados en la Sierra de esta especie tenían una longitud total media de 457 μm , con una desviación estándar de 113 μm , un límite inferior de 308 μm y uno superior de 704 μm . Ramazzotti y Maucci (1983) encontraron un tamaño que variaba entre 214 y 300 μm , por debajo, incluso, del valor mínimo encontrado en el área de estudio.

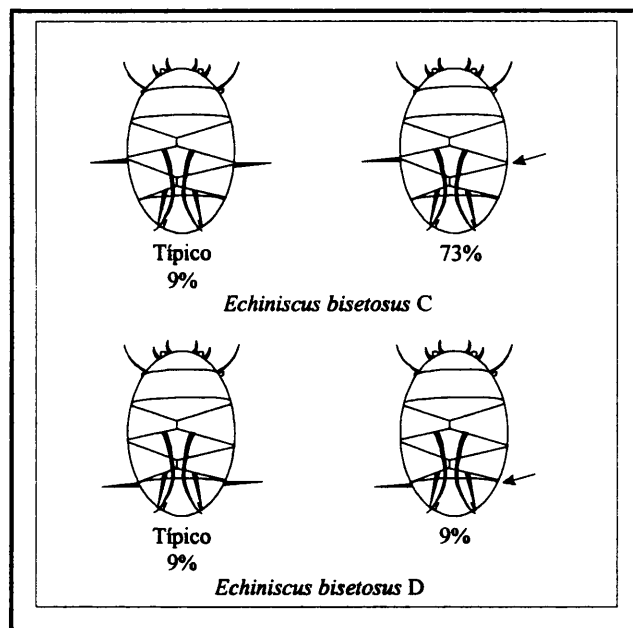


Figura 5.3.87: Morfotipos de *Echiniscus bisetosus* que aparecieron en este trabajo. Bajo cada figura se indica el porcentaje de representatividad de cada morfotipo en el total de ejemplares encontrados en el área de estudio.

4.- Autoecología

Echiniscus bisetosus se ha encontrado en puntos de muestreo con altitudes no muy altas y muestras cercanas al suelo, ligeras, con poca luminosidad y velocidad del viento (Tabla 5.3.113), si se compara con lo obtenido en la totalidad del estudio.

Ha aparecido en puntos de muestreo con vegetación variada (robledales, dehesas, pinares, etc.; Tabla 5.3.113).

Tabla 5.3.113: Valores de las variables ambientales en cada muestra donde ha aparecido *Echiniscus bisetosus*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.2	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	21	2,2	603	25	0,53	O	<i>Grimmia laevigata</i>
6.3	960	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	22	2,0	90	54	0,90	E	<i>Racomitrium heterostrichum</i>
11.1	1260	<i>Pinus sylvestris</i>	LRO	17	0	8	26	0,32	S	<i>Parmelina tiliacea</i>
16.2	900	Matorral xerófilo	MRP	26	1,3	719	11	0,74	N	<i>Grimmia trichophylla</i>
18.1	1040	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRO	20	1,2	321	3	0,41	P	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
23.1	920	<i>Pinus pinea</i>	MRP	17	0	73	2	0,51	P	<i>Hedwigia ciliata</i>
23.2	1060	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	16	0	888	37	0,50	E	<i>Grimmia laevigata</i>
24.3	1000	<i>Juniperus</i> sp.	MRP	22	1,3	166	42	0,80	NO	<i>Racomitrium heterostrichum</i>

En las muestras aparecía siempre con otros miembros de la serie *blumi-canadensis*, principalmente con *Echiniscus trisetosus*, aunque también con *Echiniscus canadensis*.

sis, *Echiniscus mediantus* y *Echiniscus blumi*. En otoño se localizaba además con *Macrobiotus sandrae* e *Hypsibius convergens*, y en primavera con *Macrobiotus macrocalix* y *Minibiotus furcatus*. En ambas épocas del año se ha hallado con *Milnesium tardigradum*. Siempre compartía la biocenosis con ácaros, nematodos y rotíferos, y en la mitad de las muestras estaba, además, con colémbolos

5.- Discusión

Esta especie forma parte del serie *blumi-canadensis*, que se trata más ampliamente en la descripción de *Echiniscus blumi*. *Echiniscus bisetosus* no presenta muchos morfotipos distintos (Figura 5.3.87) y no se pueden confundir ni con otras especies de la serie, ni con otras especies cercanas porque la presencia de espinas en la posición C lateral o en la D es un carácter único (Tabla 5.3.111). Existen dudas sobre si *Echiniscus bisetosus* es una especie válida, o se trata de una anomalía de *Echiniscus trisetosus* (Maucci, 1972 y 1985), aunque como ocurre con otras cuestiones referentes a la serie *blumi-canadensis*, continúa siendo un problema sin resolver. Otra cuestión, ya planteada por Binda y Guglielmino (1982), es el hecho de mantener bajo una misma especie, *Echiniscus bisetosus*, dos formas: *Echiniscus bisetosus* "C" y *Echiniscus bisetosus* "D", cuando en el resto de las especies del género la presencia o la ausencia y la localización de apéndices es lo que define especies.

Echiniscus bisetosus casi siempre aparece acompañando a otras especies de la serie *blumi-canadensis*, no suele presentarse en poblaciones puras (como ocurre en este trabajo; Tabla 5.3.110), lo que aumenta las dudas sobre su condición como especie (Ramazzotti y Maucci, 1983), que Maucci (1972 y 1985) consideró no válida. En cualquier caso hay que decantarse por un criterio, de forma que si la posición de los apéndices se utiliza para discriminarlas, *bisetosus* C y *bisetosus* D deberían ser especies distintas.

6.- Distribución

Echiniscus bisetosus ha aparecido en Europa (la localidad tipo está en Suiza), Asia, Norte América y África. Se ha encontrado en Portugal, en las regiones de Alto Alentejo, Beira Baja y Tras os Montes e Alto Duero (Maucci y Durante Pasa, 1984 a y 1985). Es la primera vez que se cita en la Comunidad de Madrid.

La distribución de la especie en la región estudiada se presenta en la Figura 5.3.88; ésta se encuentra bastante extendida, salvo por el norte de la Sierra.

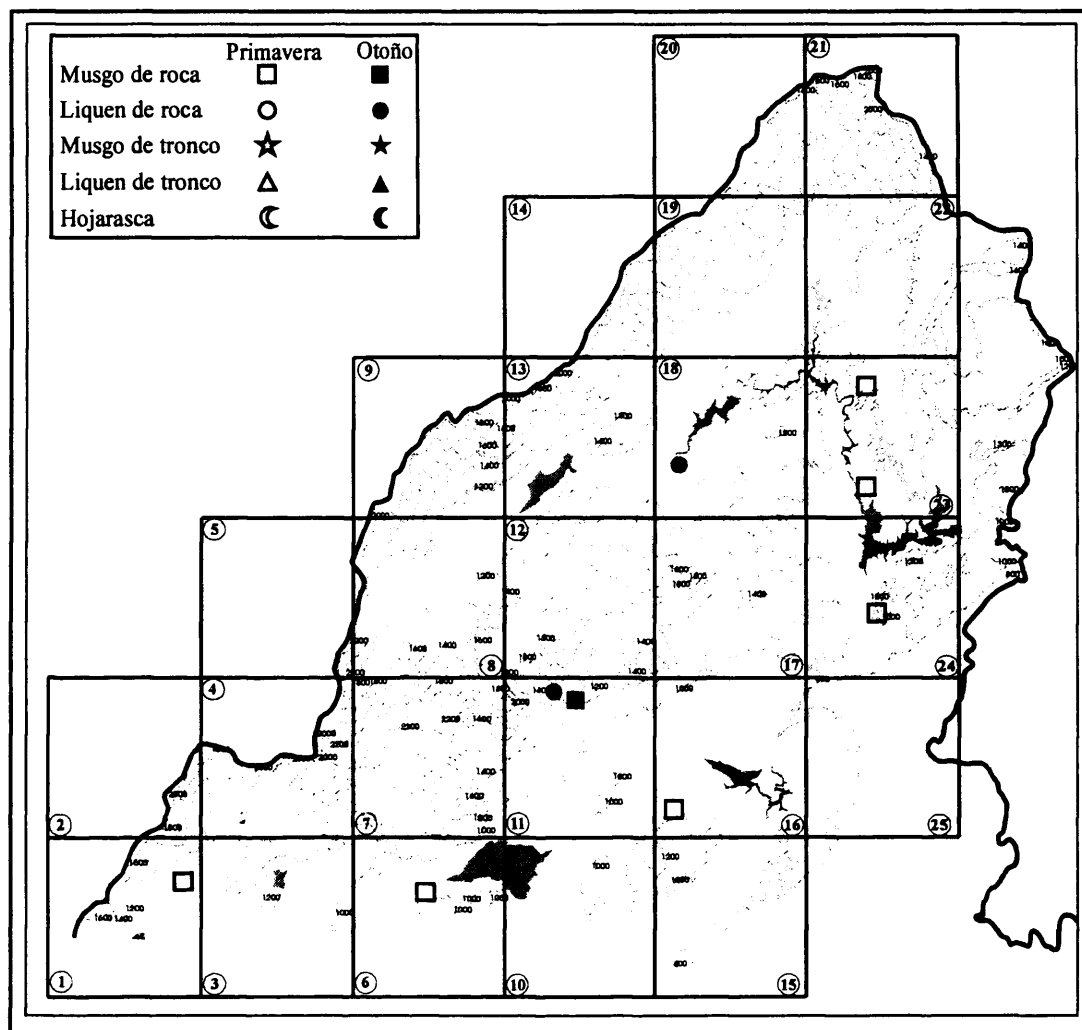


Figura 5.3.88: Distribución de *Echiniscus biseotus* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.43.- *Echiniscus canadensis* Marcus, 1936

Sinonimias: *Echiniscus punctulatus* Mihelcic, 1955

Echiniscus bellus Mihelcic, 1967

1.- Descripción morfológica

Los ejemplares de esta especie tienen una escultura tipo *blumi* (Figura 5.3.84.A y 5.3.89). La segunda y tercera placas pares tienen una franja transversal con la escultura más fina. Son de color rojizo o anaranjado.

El único apéndice lateral que presentan es el cirro A, aunque a veces tienen una pequeña espina en un sólo lado en la posición C. Pueden tener un pequeño diente en la posición E, en la *intaccature* de la placa terminal (Figura 5.3.89). En la región dorsal del

cuerpo tienen: un filamento en Cd y una espina más o menos corta en Dd. Tanto el filamento Cd como la espina Dd pueden ser muy cortos e, incluso, la espina Dd puede reducirse tanto que no sea visible.

En el primer par de patas hay una espina. En el cuarto par de patas hay un collar dentado y una papila (Figura 5.3.85.C). Las uñas internas tienen un gancho

curvado en todas las patas, mientras que las externas sólo en el cuarto par de patas, y a veces en el tercer par tienen una o dos espinas cortas cerca de la base (Figuras 5.3.84.D y 5.3.84.E).

Los huevos son de color anaranjado y ligeramente ovalados. Los ponen dentro de la exuvia, en número de 1 hasta 4.

2.- Material estudiado

Echiniscus canadensis ha aparecido en 37 puntos de muestreo y en 82 muestras, con una hasta seis muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.114). Se han encontrado 2.712 individuos en las 82 poblaciones estudiadas, 388 son hembras, 185 son machos y 249 individuos juveniles (Tabla 5.3.114). Las muestras procedieron de todos los hábitats y sustratos estudiados en este trabajo, excepto de LT, y de las dos épocas del año (Tabla 5.3.114). Las hembras han aparecido en HP, HO, MRP, MRO, LRP y LRO, mientras que los machos se han encontrado en MRP y MRO (Tabla 5.3.114). Los juveniles se han hallado en MR, MT y LR, tanto en primavera como en otoño (Tabla 5.3.114).

Se han encontrado 81 cutículas asignables a esta especie, de las que una es un ejemplar juvenil y 40 de hembras; 33 de estas cutículas de hembras contenían huevos, en número de 1 hasta 9 por exuvia. Se han contabilizado un total de 103 huevos (Tabla 5.3.114), cuatro de ellos con embrión en su interior. Los huevos han aparecido en MRP, LRP, MRO, LRO y HP (Tabla 5.3.114).

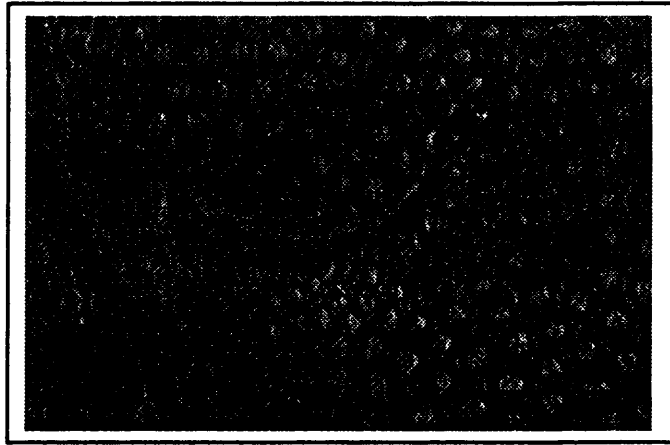


Figura 5.3.89: Diente en posición E en la *intaccature* de la placa terminal en *Echiniscus canadensis*. Barras = 0,01 mm.

Tabla 5.3.114: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Echiniscus canadensis*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.2	MR	47	2	9			181	19	4	8	13	228
	LR	3					73	5		6	4	76
	MT											0
	LT											0
	H	2										2
1.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1	1				1
2.1	MR	2	1				25		4			27
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H											0
2.2	MR						5	1				5
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
3.1	MR											0
	LR	1	1									1
	MT											
	LT											0
	H											0
5.1	MR	2			1							2
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H											0
6.1	MR						2	2				2
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
6.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2			2	7						2
6.3	MR	20		1			51	11	1	4	3	71
	LR	5					10	1		5		15
	MT											0
	LT											0
	H											0
7.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1	1									1
7.3	MR											0
	LR	2							4			6
9.2	MR											0
	LR	2							7	2		9
	MT											0
	LT											0
	H											0
9.3	MR	4		1					1			5
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
10.1	MR	1							11	2	2	12
	LR	2							2		3	32
	MT											
	LT											0
	H											0
11.1	MR	1							12	1		13
	LR								6			6
	MT											0
	LT											0
	H											0
11.2	MR	12	2	3	6				8	1		20
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2				1						2
11.3	MR	12	3	3					14	1		26
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
12.1	MR	1										1
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
13.1	MR	2		1								2
	LR	1										1
	MT											0
	LT											0
	H											0
13.3	MR	6	1						5	3		11
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0

Tabla 5.3.114 (Continuación)

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
13.3	MR	6	1				5	3		1		11
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
16.1	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
16.2	MR	47	5	8			48	6	3	2		95
	LR	63	5		1		148	15		11	9	211
	MT											
	LT											0
	H											0
16.3	MR	12		5	3		3		1			15
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
17.1	MR	153	29	9	8	2	102	24		19		255
	LR	48			1	7	1					49
	MT											
	LT											0
	H						2					2
17.2	MR	370	73	100	63	18	310	44	11	16	26	880
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
17.3	MR	17			1		9	2		5		26
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
18.1	MR	34	2	9	2	4	87	24	1	10	3	121
	LR	95	7		3		102	20		12		197
	MT	1		1								1
	LT											0
	H	1										1
18.3	MR	47	4	1	11	3						47
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
19.1	MR						91	33	5	13	4	91
	LR	1					39	17				40
	MT											
	LT											
	H											0

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
19.2	MR						1			1		1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
19.3	MR						2					2
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
20.2	MR											0
	LR						1					1
	MT											
	LT											
	H											0
21.2	MR						13			10		13
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
23.1	MR	2					2					4
	LR	5			4		24	3				29
	MT											
	LT											0
	H											0
23.2	MR	7	1	1			19	8	1	4		26
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
24.3	MR						3	1		2		3
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H											0
25.1	MR						4	1		1		4
	LR											0
	MT	5			3		12	3		1		17
	LT											0
	H						1					1
N° Puntos		N° muestras		N° ejemplares			N° ejemplares			Total		
Total				Primavera			Otoño					
37		82		1241			1471			2712		

3.- Variabilidad poblacional

Los morfotipos de la especie *Echiniscus canadensis* que han aparecido en este trabajo se presentan en la Figura 5.3.90. El 92% de los ejemplares estudiados presentaban el morfotipo típico de la especie, es decir, sin ningún otro filamento lateral, aparte del cirro A. El resto de los morfotipos no alcanzaban, individualmente, ni el 5%. En cualquier caso, las variaciones se refieren a la ausencia de apéndices dorsales en la posición C y/o D, bien en uno de los lados o en los dos (Figura 5.3.90). Se detectaron dos morfotipos (ausencia de un filamento D dorsal y ausencia de los dos filamentos D dorsales) que sólo han aparecido en las formas juveniles de la especie (Figura 5.3.90). Un 68% de las poblaciones estudiadas sólo presentaban ejemplares con el morfotipo típico, y en un 98% de las poblaciones había ejemplares con este morfotipo. Tan sólo dos poblaciones no tenían representantes del morfotipo típico. El 61% de las poblaciones contenían individuos con dientes en la posición E y el 35% exclusivamente ejemplares sin dientes.

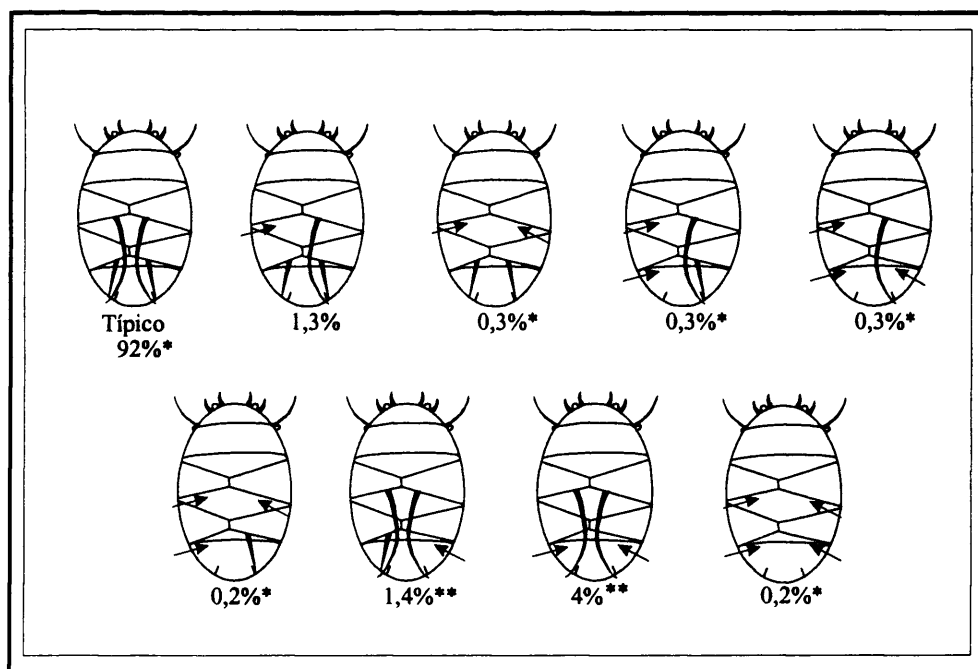


Figura 5.3.90: Morfotipos de *Echiniscus canadensis* que aparecieron en este trabajo. Bajo cada figura se indica el porcentaje de representatividad de cada morfotipo en el total de ejemplares encontrados en el área estudiada. *Morfotipo también encontrado en los ejemplares juveniles. **Morfotipo encontrado sólo en ejemplares juveniles.

El 44% de las poblaciones sólo contaba con individuos con la escultura de la cutícula tipo *blumi* "pequeña", el 13% sólo tenían individuos con la escultura "mediana" y el 2% sólo ejemplares con la escultura "grande". Hay 20 poblaciones en las que había

individuos tanto con la escultura "grande", como "mediana" y/o "pequeña". El 79% de los ejemplares estudiados tenían la cutícula "pequeña", el 16% "mediana" y el 2% "grande".

El 66% de las poblaciones estaba formado sólo por individuos con una punta en ambas uñas externas del cuarto par de patas; en el 20% de las poblaciones aparecieron ejemplares que en una o en ambas uñas externas tenían dos puntas, y en un 9% de las poblaciones ambas o una de las uñas externas pueden aparecer lisas. Existen poblaciones en las que aparecieron a la vez individuos con la base de las uñas del cuarto par de patas con una punta, con dos o lisas.

No se ha podido determinar la presencia o la ausencia de manchas oculares en ningún individuo.

La longitud total media de *Echiniscus canadensis*, de los ejemplares analizados en este trabajo, fue de 412 μm , con una desviación estándar de 110 μm , un límite inferior de 242 μm y uno superior de 880 μm . Los individuos estudiados por Ramazzotti y Maucci (1983) presentaban una longitud por encima de las 300 μm ; un límite inferior por encima de lo encontrado en la Sierra. Las hembras de esta especie en la Sierra presentaban una longitud entre 242 y 880 μm , los machos entre 297 y 704 μm y los ejemplares juveniles entre 165 y 605 μm . Hay que resaltar el gran tamaño que pueden llegar a alcanzar los juveniles, y lo similares que son los intervalos de machos y hembras.

4.- Autoecología

Esta especie apareció en intervalos de altitud, temperatura, velocidad media del viento, luminosidad y distancia desde la muestra hasta el suelo, de igual amplitud que los obtenidos en la totalidad del estudio; sin embargo, las muestras son en general ligeras (Tabla 5.3.115).

Se ha hallado con mucha frecuencia en robledales y dehesas, aunque también apareció en praderas y pinares, de *Pinus pinea* y de *Pinus sylvestris* (Tabla 5.3.115). Principalmente se ha encontrado en musgos, sobre todo, del género *Grimmia* (Tabla 5.3.115).

Echiniscus canadensis casi siempre estaba en las muestras con algún miembro de la serie *blumi-canadensis*, *Echiniscus trisetosus*, *Echiniscus mediantus* y *Echiniscus blumi*. También se encontró con *Milnesium tardigradum*, *Macrobiotus terminalis* y/o *Ramazzottius oberhaeuseri*. Casi siempre cohabitaba en la biocenosis con ácaros, nematodos y rotíferos, y en más de un tercio de las muestras estaba con colémbolos.

Tabla 5.3.115: Valores de las variables ambientales en cada muestra donde ha aparecido *Echiniscus canadensis*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.2	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	21	0	378	0	0,35	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			LRP	21	2,2	603	25	0,30	O	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
			MRP	21	2,2	603	25	0,53	O	<i>Grimmia laevigata</i>
			LRO	23	0	156	25	0,33	O	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			MRO	23	0	156	25	0,45	O	<i>Grimmia laevigata</i>
1.3	1020	<i>Quercus rotundifolia</i>	HO	22	0	286	0	1,48	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
2.1	1220	Matorral xerófilo	MRP	26	0	168	30	1,05	O	<i>Racomitrium heterostichum</i>
			MRO	23	0	175	30	1,04	O	<i>Racomitrium heterostichum</i>
3.1	1020	<i>Alnus glutinosa</i>	LRP	20	0	25	25	0,32	SO	<i>Xanthoparmelia conspersa</i>
5.1	1920	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	25	2,1	852	66	0,90	NO	<i>Grimmia pulvinata</i>
6.1	940	Pradera	MRO	21	0	32	145	0,60	N	<i>Tortula ruralis</i>
6.2	920	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Juniperus communis</i>	HP	26	0	234	0	0,99	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			LRP	22	2,0	90	9	0,54	E	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			MRP	22	2,0	90	54	0,90	E	<i>Racomitrium heterostichum</i>
			LRO	25	0	53	9	0,46	E	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			MRO	25	0	57	54	0,64	E	<i>Racomitrium heterostichum</i>
7.1	1040	Afloramiento rocoso	HP	23	0	58	0	0,45	P	<i>Cistus ladanifer</i> + Césped
7.3	960	<i>Pinus pinea</i>	LRP	25	0	187	18	0,24	S	<i>Pseudovernia furfuracea</i>
			LRO	26	0	25	20	0,16	P	<i>Pseudovernia furfuracea</i>
9.2	1120	Pradera	LRP	19	0	172	78	0,43	N	<i>Lecanora</i> sp.
			LRO	26	0	57	70	0,13	NO	<i>Lecanora</i> sp.
9.3	1160	Pradera + <i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	22	0	136	2	0,29	N	<i>Grimmia pulvinata</i> + <i>Homalothecium sericeum</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
9.3	1160		MRO	26	1	28	2	0,43	N	<i>Grimmia pulvinata</i> + <i>Homalothecium sericeum</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
10.1	980	<i>Pinus pinea</i>	LRP	20	1	47	9	1,07	SO	<i>Parmelina tiliacea</i>
			MRP	20	1,9	47	55	0,37	SO	<i>Tortula ruralis</i>
			LRO	18	0	19	9	0,66	SO	<i>Melanelia exasperata</i>
			MRO	18	0	39	55	1,11	SO	<i>Tortula ruralis</i>
11.1	1260	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	16	1,9	15	20	0,16	S	<i>Orthotrichum lyelli</i>
			LRO	17	0	8	26	0,32	S	<i>Parmelina tiliacea</i>
			MRO	17	0	8	20	0,32	S	<i>Orthotrichum lyelli</i>
11.2	960	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Juniperus communis</i>	HP	25	1,6	625	0	1,21	P	<i>Juniperus communis</i>
			MRP	27	1,5	536	80	1,95	N	<i>Grimmia laevigata</i>
			MRO	20	0	141	80	1,05	N	<i>Grimmia laevigata</i>
11.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	19	1,3	130	22	0,44	NO	<i>Hypnum cupressiforme</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
			MRO	17	0	124	22	0,53	NO	<i>Grimmia trichophylla</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	19	0	18	51	0,42	P	<i>Hedwigia stellata</i>
13.1	1120	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRP	25	0,8	368	65	0,87	N	<i>Lasallia pustulata</i>
			MRP	25	0,8	368	57	1,86	N	<i>Racomitrium heterostichum</i>
13.3	1060	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Cupressus</i> sp.	MRO	25	1,1	560	4	0,29	P	<i>Grimmia laevigata</i>
16.1	880	Matorral xerófilo	MRO	23	0	500	10	0,64	P	<i>Tortella tortuosa</i>
16.2	900	Matorral xerófilo	LRP	26	1,3	700	21	0,56	N	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
			MRP	26	1,3	719	11	0,74	N	<i>Grimmia trichophylla</i>
			LRO	18	0	51	21	0,49	N	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			MRO	18	0	11	11	0,83	N	<i>Grimmia trichophylla</i>
16.3	880	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Juniperus communis</i>	MRP	23	0	760	15	0,50	P	<i>Grimmia pulvinata</i>
			MRO	18	0	600	15	0,49	P	<i>Grimmia pulvinata</i>

Tabla 5.3.115 (Continuación)

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
17.1	1120	<i>Cistus ladanifer</i>	LRP	20	0	259	25	0,75	S	<i>Lecanora</i> sp
			MRP	20	0	286	30	0,65	P	<i>Grimmia laevigata</i>
			HO	21	0	100	0	1,37	P	<i>Cistus ladanifer</i>
			LRO	20	0	705	25	0,19	S	<i>Lecanora</i> sp
			MRO	20	0,1	464	30	0,22	P	<i>Grimmia laevigata</i>
17.2	1180	Pradera	MRP	20	5,5	639	5	0,65	P	<i>Grimmia laevigata</i>
			MRO	21	0	260	5	0,33	P	<i>Grimmia laevigata</i>
17.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	21	0	218	77	1,56	SE	<i>Grimmia laevigata</i>
			MRO	19	0	440	77	0,40	SE	<i>Grimmia laevigata</i>
18.1	1040	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	19	2,2	54	0	1,46	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			LRP	21	0	499	3	0,48	P	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
			MRP	21	0	235	4	0,16	SE	<i>Grimmia laevigata</i>
			MTP	19	1,5	47	60	0,40	N	<i>Orthotrichum rupestre</i>
			LRO	20	1,2	321	3	0,41	P	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
			MRO	20	1,2	400	4	1,24	SE	<i>Grimmia laevigata</i>
18.3	1120	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	21	1,5	255	35	0,59	P	<i>Antitrichia californica</i>
19.1	1040	Pradera	LRP	27	0	87	130	0,29	S	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
			LRO	24	0	558	130	0,56	S	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
			MRO	23	0	450	134	0,68	P	<i>Grimmia pulvinata</i>
19.2	1160	<i>Pinus pinea</i>	MRO	21	0	14	55	0,53	N	<i>Hypnum cupressiforme</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
19.3	1220	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRO	17	0	38	75	0,49	P	<i>Leucodon sciuroides</i>
20.2	1240	<i>Quercus pyrenaica</i>	LRO	15	0	50	49	0,70	P	<i>Pseudoevernia furfuracea</i>
21.2	1280	Pradera	MRO	14	1,5	670	3	2,42	P	<i>Grimmia pulvinata</i>
23.1	920	<i>Pinus pinea</i>	LRP	17	0	395	12	0,26	SE	<i>Physcia tenella</i>
			MRP	17	0	73	2	0,51	P	<i>Hedwigia ciliata</i>
			LRO	18	0,2	16	12	0,41	P	<i>Physcia aipoli</i>
			MRO	18	0,2	16	12	0,95	P	<i>Hedwigia ciliata</i>
23.2	1060	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	16	0	888	37	0,50	E	<i>Grimmia pulvinata</i>
			MRO	14	0,5	29	37	0,58	E	<i>Grimmia pulvinata</i>
24.3	1000	<i>Cistus ladanifer</i> + <i>Juniperus</i> sp	MRO	16	0	37	32	0,78	NO	<i>Racomitrium heterostichum</i>
25.1	920	Dehesa con encinas (valado para ganado)	MTP	18	0	34	16	0,30	E	<i>Hedwigia stellata</i>
			HO	17	0,5	117	0	2,18	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			MRO	17	0	12	9	0,52	O	<i>Hedwigia ciliata</i>
			MTO	17	0,1	222	16	0,48	E	<i>Hedwigia stellata</i> + <i>Orthotrichum lyelli</i>

5.- Discusión

Echiniscus canadensis pertenece a la serie *blumi-canadensis*; para una discusión más extensa sobre esta serie se remite al apartado Discusión de la especie *Echiniscus blumi*. *Echiniscus canadensis* presenta muchos morfotipos que varían en la presencia de los filamentos y espinas en las posiciones Cd y Dd, respectivamente (Figura 5.3.90). En la Tabla 5.3.111 se presentan las diferencias y semejanzas de las especies de la serie *blumi-canadensis* entre ellas y con otras cercanas del género. El morfotipo típico (que sólo presenta lateralmente el cirro A) se distingue del resto de las especies fácilmente (Tabla 5.3.111). Sin embargo, el morfotipo que no presenta apéndices ni dorsales ni laterales, salvo el cirro A (Figura 5.3.90), es igual que la especie *Echiniscus dearmatus* (Tabla 5.3.111), que Ramazzotti y Maucci (1983) consideraron que era, muy probablemente, una sinonimia de *Echiniscus canadensis*. En este trabajo no ha aparecido el mor-

fotipo que se corresponde con *Echiniscus dearmatus*. *Echiniscus canadensis* se ha encontrado en poblaciones mixtas con otros representantes de la serie *blumi-canadensis* y, a veces, aunque no muy frecuentemente, ha aparecido en poblaciones puras (Tabla 5.3.110), como en otros trabajos (Ramazzotti y Maucci, 1983).

6.- Distribución

Echiniscus canadensis se ha citado en Norte América (la localidad tipo está en British Columbia, Victoria, en Canadá), Europa, África y Sudamérica. Ha aparecido en Portugal, en las regiones de Algarve, Alto Alentejo, Beira Alta y Baja, y Tras os Montes y Alto Duero (Da Cuhna, 1941; Maucci y Durante Pasa, 1984a y 1985), y en España, en las comunidades autónomas de Andalucía, Cantabria, Castilla La Mancha y Madrid (Rodríguez Roda, 1949; Maucci y Durante Pasa, 1984a). En la Comunidad de Madrid se había encontrado en San Lorenzo de El Escorial (Rodríguez Roda, 1949).

En la Figura 5.3.91 se presenta la distribución de la especie en la zona estudiada; se encuentra en casi todas las cuadrículas examinadas, salvo en la 4 y la 8, al oeste de la Sierra, la 21 y la 22 en el norte, y la 15 en el sudeste.

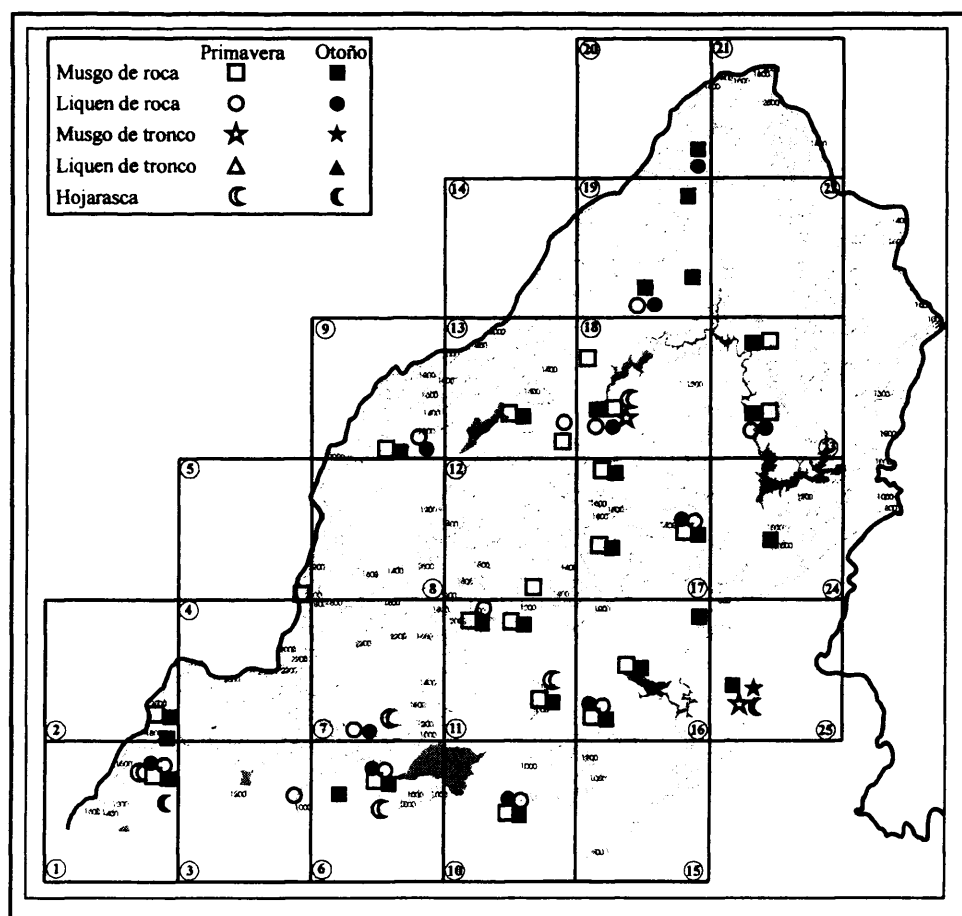


Figura 5.3.91: Distribución de *Echiniscus canadensis* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.44.- *Echiniscus mediantus* Marcus, 1930

1.- Descripción morfológica

La escultura de la cutícula de los ejemplares de esta especie es de tipo *blumi* (Figuras 5.3.92.A y 5.3.84.A). A veces la escultura es más débil en una franja transversal entre la segunda y tercera placas pares. No tienen tercera placa mediana, aunque puede haber una zona bien delimitada entre la tercera placa par y la terminal. Son de color rojo o anaranjado.

Presentan manchas oculares rojas en la región cefálica.

Aparte del cirro A, lateralmente sólo están los filamentos en posición C, éste es un poco más largo que el cirro A. A veces hay una pequeña espina o un filamento corto en posición D, en uno o en los dos lados. Dorsalmente están presentes: los filamentos en Cd y las espinas, cortas o largas, en Dd.

El primer par de patas presenta una espina y en el cuarto par de patas están el collar dentado y una papila (Figura 5.3.84.C). Las uñas internas de todas las patas tienen un gancho. Las uñas internas del cuarto par de patas tienen una punta directa (Figura 5.3.92.B), a veces pueden tener dos (Figura 5.3.92.C) y, a veces, ninguna.

Los huevos son esféricos u ovalados y de color marrón o rojizo. Los ponen dentro de la exuvia en número de 3 a 5.

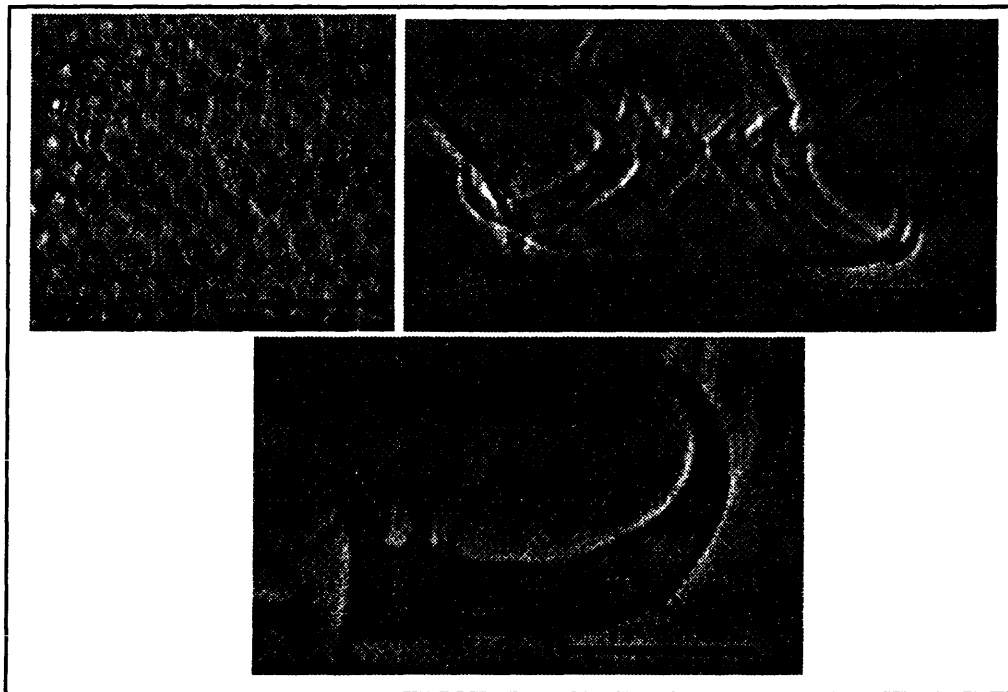


Figura 5.3.92: Imágenes de algunas estructuras de *Echiniscus mediantus*. (A) Detalle de la escultura ("pequeña") de la cutícula; (B) diplouñas del cuarto par de patas; y (C) detalle de una de las uñas externas. Las flechas indican las puntas en la base de las uñas externas. Barras = 0,01 mm.

2.- Material estudiado

Echiniscus mediantus ha aparecido en 30 puntos de muestreo y en 58 muestras, con una hasta cinco muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.116). Se ha contabilizado 754 individuos en las 58 poblaciones, 314 de ellos eran hembras, 24 machos y 9 juveniles (Tabla 5.3.116). Las muestras procedían de todos los hábitats y sustratos estudiados en este trabajo y de las dos épocas de año, excepto de liquen de tronco de primavera (Tabla 5.3.116). Las hembras se han encontrado en MRP, LRP, HP, MRO, LRO y LTO, mientras que los machos han aparecido en MRP, MRO y LRO (Tabla 5.3.116). Los ejemplares juveniles eran de liquen de roca de otoño (Tabla 5.3.116).

Además se han hallado 12 cutículas asignables a esta especie, 8 de ellas de hembras, de las que 7 tenían en su interior huevos en número de 1 a 8. En total se han encontrado 21 huevos, en muestras de musgo y liquen de roca, en las dos épocas del año estudiadas (Tabla 5.3.116).

3.- Variabilidad poblacional

Los morfotipos de *Echiniscus mediantus* que se han encontrado en este trabajo se han representado en la Figura 5.3.93. El 65% de los ejemplares estudiados presentaban el morfotipo típico, es decir, con filamentos en posición C lateral, filamentos en posición Cd y espinas en Dd. Al 30% de los individuos les faltaba un filamento en posición C lateral, y el 5% restante de los individuos se repartió entre los restantes morfotipos representados en la Figura 5.3.93. El 36% de las poblaciones sólo tiene individuos con el morfotipo típico y el 16% sólo los tenían con el morfotipo sin un filamento en posición C lateral. En el 83% de las poblaciones había ejemplares con el morfotipo típico, mientras que en el 64% de las poblaciones había individuos a los que le falta algún apéndice, respecto a dicho morfotipo típico de *Echiniscus mediantus* (Figura 5.3.93), y en el 62% de las poblaciones, individuos a los que les faltaba un filamento en posición C lateral. En el 48% de las poblaciones los individuos no tenían diente en posición E, mientras que en un 10% sí lo tenían, y en un 28% coexistían ejemplares con y sin diente en E.

En cuanto a la escultura de la cutícula, en 24 poblaciones era "pequeña", en 12 "mediana", en 2 "grande", y en 11 convivían ejemplares con los distintos tamaños de la escultura. El 68% de los ejemplares estudiados tenían la escultura de la cutícula "pequeña", el 19% "mediana" y el 3% "grande".

Tabla 5.3.116: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Echiniuscus medianus*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.2	MR	44	10	8			99	65			12	143
	LR	1	1				49	4		8	2	50
	MT											0
	LT											0
	H	1	1									1
1.3	MR	1		1								1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
2.1	MR						8	3	1			8
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H											0
2.2	MR						1	1				1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
6.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	2	1									2
6.3	MR	33	10	1			58	39	1			91
	LR	2					4	1		1		6
	MT											0
	LT											0
	H											0
7.3	MR	4					1		1			5
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
9.2	MR											0
	LR						1	1				1
	MT											0
	LT											0
	H											0
9.3	MR	2										2
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
10.1	MR						2	1	1			2
	LR						10	2	1			10
	MT											
	LT											0
	H											0
11.1	MR						2	1				2
	LR						2					2
	MT											0
	LT											0
	H											0
11.2	MR	9	8				2	1				11
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
11.3	MR	1		1			9	1				10
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
12.1	MR											0
	LR	1										1
	MT											0
	LT											0
	H											0
13.1	MR											0
	LR	2	1									2
	MT											0
	LT											0
	H											0
13.3	MR	10	5									10
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
16.2	MR	1					3	1				4
	LR	2					12	7				14
	MT											
	LT											0
	H											0
16.3	MR	2					2	1				4
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
17.1	MR	93	32	1			33	14				126
	LR	25	8				1	1				26
	MT											
	LT											0
	H											0
17.2	MR	66	25	5			6	45	13			111
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
17.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1					1
18.1	MR	11	3	2			17	10				28
	LR	18	5				27	14				45
	MT											0
	LT											0
	H											0

Tabla 5.3.116 (Continuación)

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
18.3	MR	1	1									1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
19.1	MR						15	11				15
	LR						2	2				2
	MT											
	LT											
	H											0
20.2	MR											0
	LR						1	1				1
	MT											
	LT											
	H											0
21.1	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
22.3	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1	1									1
23.1	MR	1										0
	LR	1	1				5	6				6
	MT											
	LT											0
	H											0
23.2	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
25.1	MR											0
	LR											0
	MT	3					1					4
	LT						1	1				1
	H											0
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
30	58	338					416					754

Los ejemplares de 47 poblaciones tenían una sola punta en ambas uñas externas del cuarto par de patas, mientras que en 10 poblaciones tenían una punta, dos o eran lisas.

No se ha podido determinar la presencia o la ausencia de las manchas oculares en ningún individuo.

La longitud total media de los ejemplares analizados de la Sierra fue de 510 μm , con una desviación estándar de 95 μm , un límite inferior de 308 μm y uno superior de 770 μm . Ramazzotti y Maucci (1983) encontraron ejemplares con una longitud de aproximadamente 320 μm , cerca del valor mínimo encontrado en la Sierra. Las hembras tenían una longitud que variaba entre 308 y 770 μm , los machos entre 385 y 770 μm y los juveniles entre 186 y 286 μm .

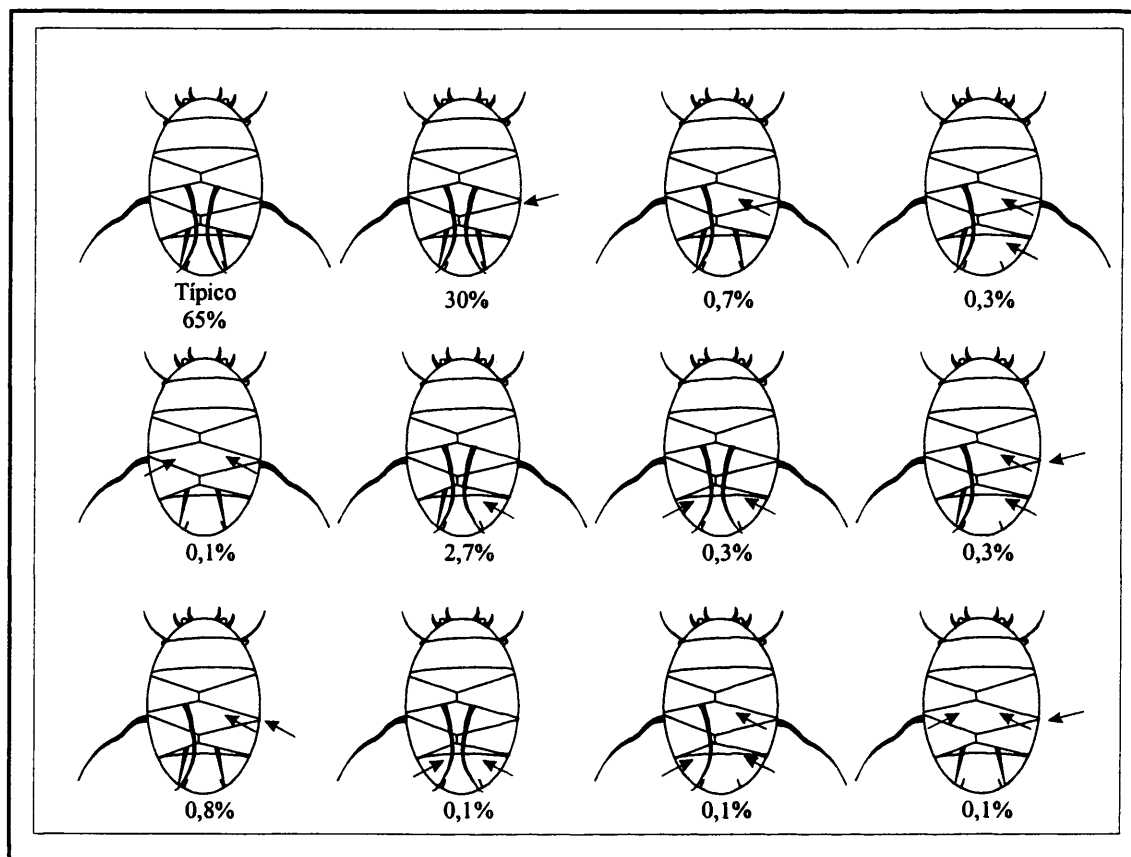


Figura 5.3.93: Morfotipos de *Echiniscus mediantus* que aparecieron en este trabajo. Bajo cada figura se indica el porcentaje de representatividad de cada morfotipo en el total de ejemplares encontrados en el área estudiada.

4.- Autoecología

Echiniscus mediantus apareció en intervalos de temperatura, velocidad media del viento, luminosidad y distancia desde la muestra hasta el suelo de amplitud similar a lo obtenido en la totalidad del estudio, mientras que los puntos de muestreo donde se encuentra la especie estaban a baja altitud (Tabla 5.3.117).

La especie se ha hallado sobre todo en encinares, aunque también apareció con frecuencia en robledales (Tabla 5.3.117). Las muestras eran principalmente de musgos del género *Grimmia* y de líquenes del género *Xanthoparmelia* (Tabla 5.3.117).

En las muestras estaba con frecuencia con otros miembros del grupo *blumi-canadensis*, como *Echiniscus trisetosus* y *Echiniscus canadensis*. También estaba con *Milnesium tardigradum*, *Macrobiotus terminalis* y *Ramazzottius oberhaeuseri*. Convivía en la biocenosis, casi siempre, con nematodos y rotíferos, en dos tercios de las muestras con ácaros y en un tercio con colémbolos.

Tabla 5.3.117: Valores de las variables ambientales en cada muestra donde ha aparecido *Echiniscus mediantus*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.2	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	21	0	378	0	0,35	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			LRP	21	2,2	603	25	0,30	O	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
			MRP	21	2,2	603	25	0,53	O	<i>Grimmia laevigata</i>
			LRO	23	0	156	25	0,33	O	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			MRO	23	0	156	25	0,45	O	<i>Grimmia laevigata</i>
1.3	1020	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	21	1,2	85	0	0,62	P	<i>Grimmia laevigata</i>
2.1	1220	Matorral xerófilo	MRO	23	0	175	30	1,04	O	<i>Racomitrum heterostrichum</i>
2.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRO	19	0	35	55	0,55	N	<i>Racomitrum heterostrichum</i>
6.2	920	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	26	0	234	0	0,99	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
6.3	960	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRP	22	2	90	9	0,54	E	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			MRP	22	2	90	54	0,90	E	<i>Racomitrum heterostrichum</i>
			LRO	25	0	53	9	0,46	E	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			MRO	25	0	57	54	0,64	E	<i>Racomitrum heterostrichum</i>
7.3	960	<i>Pinus pinea</i>	MRP	25	0	145	12	0,36	S	<i>Grimmia trichophylla</i>
			MRO	26	0	28	12	0,28	S	<i>Grimmia trichophylla</i>
9.2	1120	Pradera	LRO	26	0	57	70	0,13	NO	<i>Lecanora</i> sp.
9.3	1160	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	22	0	136	2	0,29	N	<i>Grimmia pulvinata</i> + <i>Homalothecium sericeum</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
10.1	980	<i>Pinus pinea</i>	LRO	18	0	19	9	0,66	SO	<i>Melanelia exasperata</i>
			MRO	18	0	39	55	1,11	SO	<i>Tortula ruralis</i>
11.1	1260	<i>Pinus sylvestris</i>	LRO	17	0	8	26	0,32	S	<i>Parmelina tiliacea</i>
			MRO	17	0	8	20	0,32	S	<i>Orthotrichum lyelli</i>
11.2	960	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	27	1,5	536	80	1,95	N	<i>Grimmia laevigata</i>
			MRO	20	0	141	80	1,05	N	<i>Grimmia laevigata</i>
11.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	19	1,3	130	22	0,44	NO	<i>Hypnum cupressiforme</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
			MRO	17	0	124	22	0,53	NO	<i>Grimmia trichophylla</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	LRP	19	0	15	62	0,28	N	<i>Parmelia sulcata</i>
13.1	1120	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRP	25	0,8	368	65	0,87	N	<i>Lasallia pustulata</i>
13.3	1060	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Quercus rotundifolia</i> <i>Cupressus</i> sp.	MRP	18	2,6	560	4	0,60	P	<i>Grimmia laevigata</i>
16.2	900	Matorral xerófilo	LRP	26	1,3	700	21	0,56	N	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
			LRP	26	1,3	700	21	0,56	N	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
			MRP	26	1,3	719	11	0,74	N	<i>Grimmia trichophylla</i>
			LRO	18	0	51	21	0,49	N	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			MRO	18	0	11	11	0,83	N	<i>Grimmia trichophylla</i>
16.3	880	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	23	0	760	15	0,50	P	<i>Grimmia pulvinata</i>
			MRO	18	0	600	15	0,49	P	<i>Grimmia pulvinata</i>
17.1	1120	<i>Cistus ladanifer</i>	LRP	20	0	259	25	0,75	S	<i>Lecanora</i> sp.
			MRP	20	0	286	30	0,65	P	<i>Grimmia laevigata</i>
			LRO	20	0	705	25	0,19	S	<i>Lecanora</i> sp.
			MRO	20	0,1	464	30	0,22	P	<i>Grimmia laevigata</i>

Tabla 5.3.117 (Continuación)

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
17.2	1180	Pradera	MRP	20	5,5	639	5	0,65	P	<i>Grimmia laevigata</i>
			MRO	21	0	260	5	0,33	P	<i>Grimmia laevigata</i>
17.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	HO	18	0	19	0	1,67	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
18.1	1040	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRP	21	0	499	3	0,48	P	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			MRP	21	0	235	4	0,16	SE	<i>Grimmia laevigata</i>
			LRO	20	1,2	321	3	0,41	P	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			MRO	20	1,2	400	4	1,24	SE	<i>Grimmia laevigata</i>
18.3	1120	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	21	1,5	255	35	0,59	P	<i>Antitrichia californica</i>
19.1	1040	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRO	24	0	558	130	0,56	S	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
20.2	1240	<i>Quercus pyrenaica</i>	LRO	15	0	50	49	0,70	P	<i>Pseudoevernia furfuracea</i>
21.1	1560	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	14	0,7	2	3	0,32	NE	<i>Grimmia pulvinata</i>
22.3	1160	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	25	4	1050	0	0,46	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
23.1	920	<i>Pinus pinea</i>	LRP	17	0	395	12	0,26	SE	<i>Physcia tenella</i>
			MRP	17	0	73	2	0,51	P	<i>Hedwigia ciliata</i>
			LRO	18	0,2	16	12	0,41	P	<i>Physcia aipoli</i>
23.2	1060	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRO	14	0,5	29	37	0,58	E	<i>Grimmia laevigata</i>
25.1	920	<i>Quercus rotundifolia</i>	MTP	18	0	34	16	0,30	E	<i>Hedwigia stellata</i>
			LTO	17	0,1	188	24	0,37	E	<i>Physconia enteroxantha</i>
			MTO	17	0,1	222	16	0,48	E	<i>Hedwigia stellata</i> + <i>Orthotrichum lyelli</i>

5.- Discusión

Echiniscus mediantus pertenece a la serie *blumi-canadensis*, de la que se ha comentado extensamente en el apartado Discusión de la especie *Echiniscus blumi*. Las características de sus apéndices laterales, al menos en su morfotipo típico (filamentos en la posición C lateral), la distinguen de las otras especies de la serie y de otras cercanas del género (Tabla 5.3.111). Uno de los posibles morfotipos, el que presenta filamentos en C y espinas en D (Tabla 5.3.111), que no ha aparecido en este trabajo. De hecho, este morfotipo se puede confundir con uno de los de *Echiniscus trisetosus*, que no es el típico (Tabla 5.3.111).

Echiniscus mediantus aparece acompañada de otras especies de la serie y en poblaciones puras (Tabla 5.3.110). Sólo se habían encontrado poblaciones puras de *Echiniscus mediantus* en algunas poblaciones portuguesas (Ramazzotti y Maucci, 1983).

6.- Distribución

Echiniscus mediantus se ha citado en Europa (la localidad tipo está en Sicilia, Italia) y Norte América. Ha aparecido en Portugal, en las regiones de Alto Alentejo, Beira Alta y Baja (Maucci y Durante Pasa, 1984a y 1985), y en España, en las comunidades autónomas de Extremadura y Madrid (Rodríguez Roda, 1949; Maucci y Durante Pasa, 1984a y 1985). En Madrid se había encontrado en San Lorenzo de El Escorial

(Rodríguez Roda, 1949).

La distribución de la especie en la zona estudiada se presenta en la Figura 5.3.94; se trata de una especie muy extendida, que tan sólo falta en una pequeña región al este y en otra zona al sudeste de la Sierra.

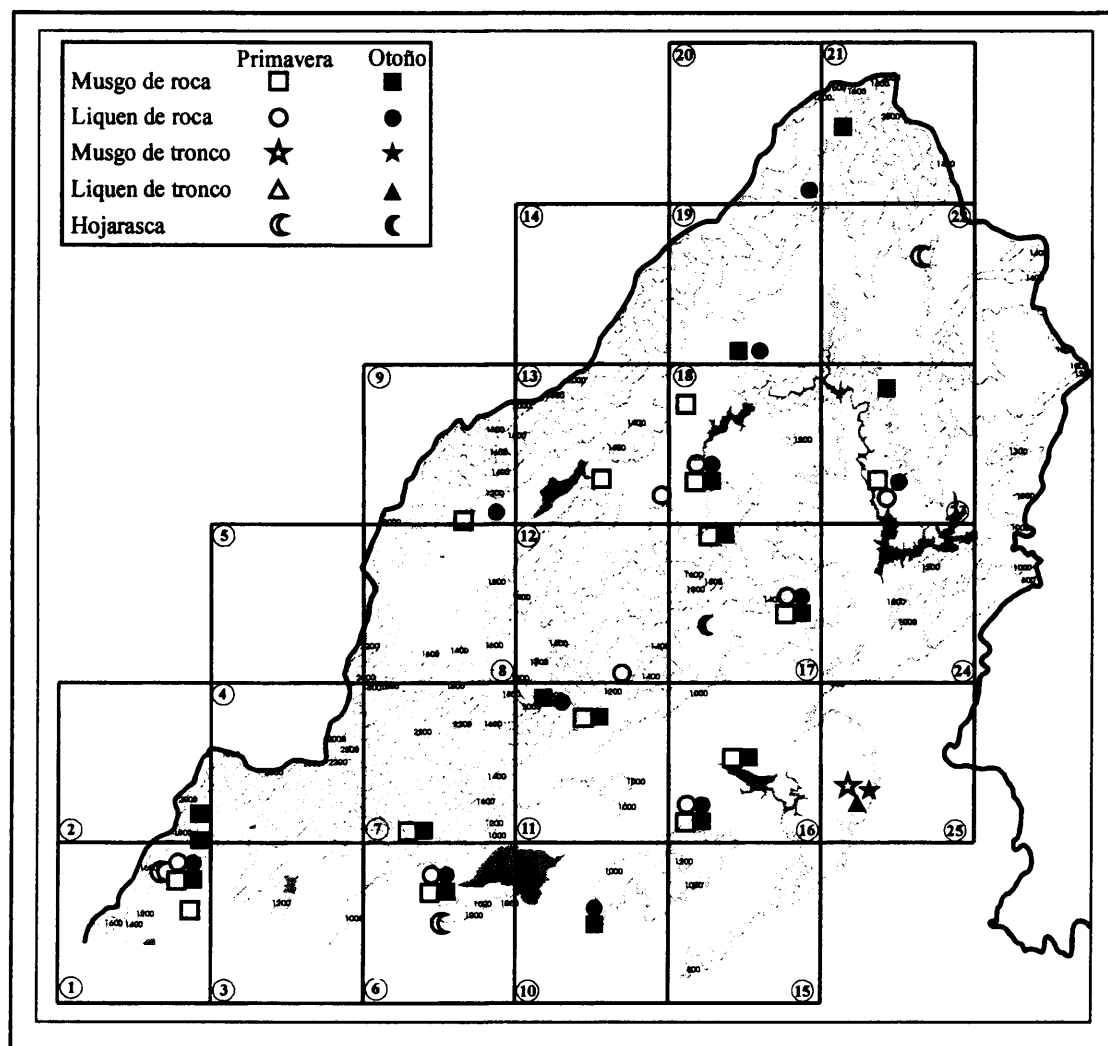


Figura 5.3.94: Distribución de *Echiniscus medianus* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.45.- *Echiniscus trisetosus* Cuénot, 1932

Sinonimias: *Echiniscus granulatus* Murray, 1905 (no *Echiniscus granulatus* Doyère)

Echiniscus granulatus Murray, 1929

1.- Descripción morfológica

La escultura de la cutícula es de tipo *blumi* (Figura 5.3.84.A). La segunda y tercera placas pares presentan una franja transversal lisa, sin escultura. La tercera placa media está presente, a veces delimitada sólo parcialmente por los lados, y presenta una escultura escasa o ausente. La placa terminal no está dividida, y tiene dos *intaccature*.

Presenta manchas oculares rojizas en la región cefálica.

Los apéndices laterales son todos filamentos, y están presentes en las posiciones C y D. El diente en la posición E puede o no estar presente y se localiza en la *intaccature* de la placa terminal. Hay filamentos largos en la posición Cd y espinas cortas en la Dd, que pueden reducirse hasta un pequeño diente triangular. Hay bastante variabilidad en cuanto al tamaño y aspecto de los apéndices para una misma posición; los apéndices en las posiciones C, D y Cd pueden ser espinas, antes de transformarse en filamentos (Ramazzotti y Maucci, 1983); y en la posición Dd puede faltar el apéndice. Los apéndices, en cualquiera de las posiciones mencionadas, pueden aparecer bífidos, dobles y/o asimétricos (en un sólo lado).

El primer par de patas presenta una espina. El cuarto par de patas tiene un collar dentado, con 6-8 dientes (Ramazzotti y Maucci, 1983), y una papila. Las uñas internas de todas las patas presentan un gancho en su base. Las uñas externas del cuarto par de patas, y a veces del tercer par, tienen uno, dos o tres puntas directas.

Hay juveniles con 4 uñas por pata, y de longitud entre 190 y 207 μm (Ramazzotti y Maucci, 1983), que tienen puntas directas en las uñas externas del cuarto par de patas, aunque puede faltarles el apéndice C. En general, para el género *Echiniscus*, los individuos juveniles tienen 2 uñas por pata y una longitud entre 160 y 178 μm (Ramazzotti y Maucci, 1983). Se han observado juveniles, con 2 uñas por pata, con una longitud total de 130 μm (Ramazzotti y Maucci, 1983), y que poseen todos los apéndices de los adultos de *Echiniscus trisetosus* (C, D, Cd, Dd).

Ponen hasta 5 huevos dentro de la exuvia.

2.- Material estudiado

Echiniscus trisetosus ha aparecido en 46 puntos de muestreo (un 64% del total de

puntos de muestreo estudiados en este trabajo) y en 129 muestras, con una hasta siete muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.118). Han aparecido 3.419 individuos en las 129 poblaciones, 1.248 eran hembras, 84 machos y 106 individuos juveniles (Tabla 5.3.118). Las muestras procedían de todos los hábitats y sustratos estudiados, tanto de primavera como de otoño (Tabla 5.3.118). Las hembras se han encontrado en todos los hábitats y sustratos, y en las dos épocas del año, mientras que los machos han aparecido en MRP, LRP y MRO (Tabla 5.3.118). Los individuos juveniles se han hallado en MRP, LRP, MRO y LRO (Tabla 5.3.118).

Han aparecido 79 cutículas asignables a esta especie, una de un macho y 44 de ellas de hembras, 35 de las cuales tienen huevos en su interior, en número de 1 hasta 11 huevos por cutícula. Se han contabilizado un total de 118 huevos, que se han encontrado en MRP, MRO, MTP, MTO, LRP y LRO (Tabla 5.3.118).

3.- Variabilidad poblacional

Los morfotipos de la especie *Echiniscus trisetosus* que han aparecido en este trabajo se presentan en la Figura 5.3.95. El 83% de los ejemplares estudiados exhibían el morfotipo típico, es decir, filamentos en las posiciones C, D y Cd, y espinas en la Dd. El 5,5% de los individuos presentaban el morfotipo en el que falta un filamento D y el 4% el morfotipo sin un filamento C o sin un filamento D. Ninguno de los otros morfotipos superó una representatividad del 3% de los ejemplares examinados (Figura 5.3.95). En el 90% de las poblaciones había representantes que presentan el morfotipo típico y un 38% de las poblaciones estaban compuestas sólo por individuos con el morfotipo típico. En un 62% de las poblaciones estudiadas hubo ejemplares que exhibieron morfotipos sin algún apéndice, aunque sólo un 9% de las poblaciones estaba integrada exclusivamente por individuos con morfotipos distintos al típico. El diente en la posición E lateral podía o no estar presente en los distintos ejemplares, independientemente de su morfotipo. El 9% de las poblaciones estaba integrada sólo por individuos con este diente, mientras que en el 50% de las poblaciones sólo había ejemplares sin dicho apéndice. En 52 poblaciones (el 40%) había mezcla de individuos con y sin el diente en posición E.

El 54% de los ejemplares estudiados de *Echiniscus trisetosus* presentaban una escultura en la cutícula "pequeña", el 12% "mediana" y el 31% "grande". El 22% de las poblaciones sólo tenían individuos con escultura "pequeña", el 5% sólo ejemplares con escultura "mediana" y el 13% sólo esculturas "grandes". En el resto de las poblaciones había mezcla de individuos con uno, dos o los tres tipos de esculturas.

Tabla 5.3.118: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Echiniscus trisetosus*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.2	MR	33	17	3		6	56	34			6	89
	LR	29	14				473	210	2		8	502
	MT	8	1		2		7	1				15
	LT	3										3
	H											0
2.1	MR	2	2				30	8	3			32
	LR	5	2		1		6	1		1		11
	MT											
	LT											0
	H											0
2.2	MR	11	2	2			133	32	10	7		144
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
3.1	MR											0
	LR	26	6		1							26
	MT											
	LT	1										1
	H											0
3.3	MR	1										1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
4.1	MR						2					2
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
4.2	MR											0
	LR						1					1
	MT											0
	LT											0
	H											0
4.3	MR	1					1	1				2
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
5.1	MR	57	2	9	5		44	2		4		101
	LR	5					4					5
	MT											
	LT											0
	H											0
5.2	MR	3	1									3
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
6.1	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
6.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
6.3	MR	40	20	2			33	24			6	73
	LR	50	25				94	41		1	6	144
	MT											0
	LT											0
	H											0
7.1	MR						1	1				1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
7.2	MR						9	2		2		9
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
7.3	MR	8					6	1	1			14
	LR	24	2				48	18	1	1	4	72
	MT						1					1
	LT											0
	H											0
8.1	MR	218	26	10	23		42	8	5	5		250
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
9.2	MR	1					1	1				2
	LR	9	7				25	12				34
	MT											0
	LT	8	1			1						8
	H	1	1									1
9.3	MR	2	1				2					4
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
10.1	MR	2					34	31	1			36
	LR	15	10				86	49		1		101
	MT											
	LT											0
	H											0
11.1	MR	81	3			5	144	16	8	16	8	225
	LR	147	17			1	138	6		20		285
	MT	2					1					3
	LT											0
	H											0
11.2	MR	14	10				6	4				20
	LR											
	MT											
	LT											
	H	3										3

Tabla 5.3.118 (Continuación)

Pto	Metr	Primavera					Otoño					Total
		T	Hs	Mh	J	Hs	T	Hs	Mh	J	Hs	
11.3	MR	22	15	2		3	94	59		1	20	116
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
12.1	MR	3	2			11	10	3		1		13
	LR	3	2			1	1					4
	MT											0
	LT											0
	H											0
13.1	MR	6		2								6
	LR	2										2
	MT											0
	LT											0
	H											0
13.3	MR	4	1			1	1					5
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
16.2	MR	43	15	2		2	34	18	2			77
	LR	32	14				64	34		1		96
	MT											
	LT											0
	H											0
16.3	MR	15	11			7	5					22
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1	1									1
17.1	MR	29	8			2	7	5				36
	LR	76	40			2						76
	MT											
	LT											0
	H											0
17.2	MR	80	36	7		29	14	1		11		109
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1	1									1
17.3	MR	19	3	1		6	4					25
	LR											
	MT											
	LT											
	H					2	1					2
18.1	MR	30	12	3		23	15					53
	LR	135	55			4	51	33				186
	MT	1										1
	LT					3	2					3
	H	1	1									1
18.3	MR	22	6			5	2					27
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
19.1	MR					23	15					23
	LR					23	12					23
	MT											
	LT											
	H											0
19.2	MR	9	2				19	6			5	28
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
19.3	MR						9		3			9
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
20.2	MR	1	1				1	1				2
	LR						8	2				8
	MT											
	LT											
	H											0
21.1	MR						16	11				16
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
21.2	MR						2	1		1		2
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
22.1	MR	10	3				3	3				13
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
22.2	MR											0
	LR	1										1
	MT											
	LT											0
	H											0
23.1	MR	4	3				4	2				8
	LR	29	16				39	21				68
	MT											
	LT											0
	H						4	1				4
23.2	MR	1	1				2		2			3
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
23.3	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H	3	1									3
24.3	MR	5	3				11	7	1			16
	LR	2					18	6				20
	MT											
	LT											0
	H	1	1				6	2				7
25.1	MR						24	6	4	2	2	24
	LR	1	1									1
	MT						36	27		3		36
	LT						4	3				4
	H						4	1				4
N° Puntos		N° muestras		N° ejemplares P		N° ejemplares O		Total				
46		129		1404		2015		3419				

En 81 de las poblaciones estudiadas todos los ejemplares presentaban una punta en la base de las uñas externas del cuarto par de patas. En el 32% de las poblaciones había individuos en los que una o las dos uñas externas tenían dos puntas, en 3 poblaciones hay individuos con una o las dos uñas externas lisas, y en 3 poblaciones las tienen con tres puntas.

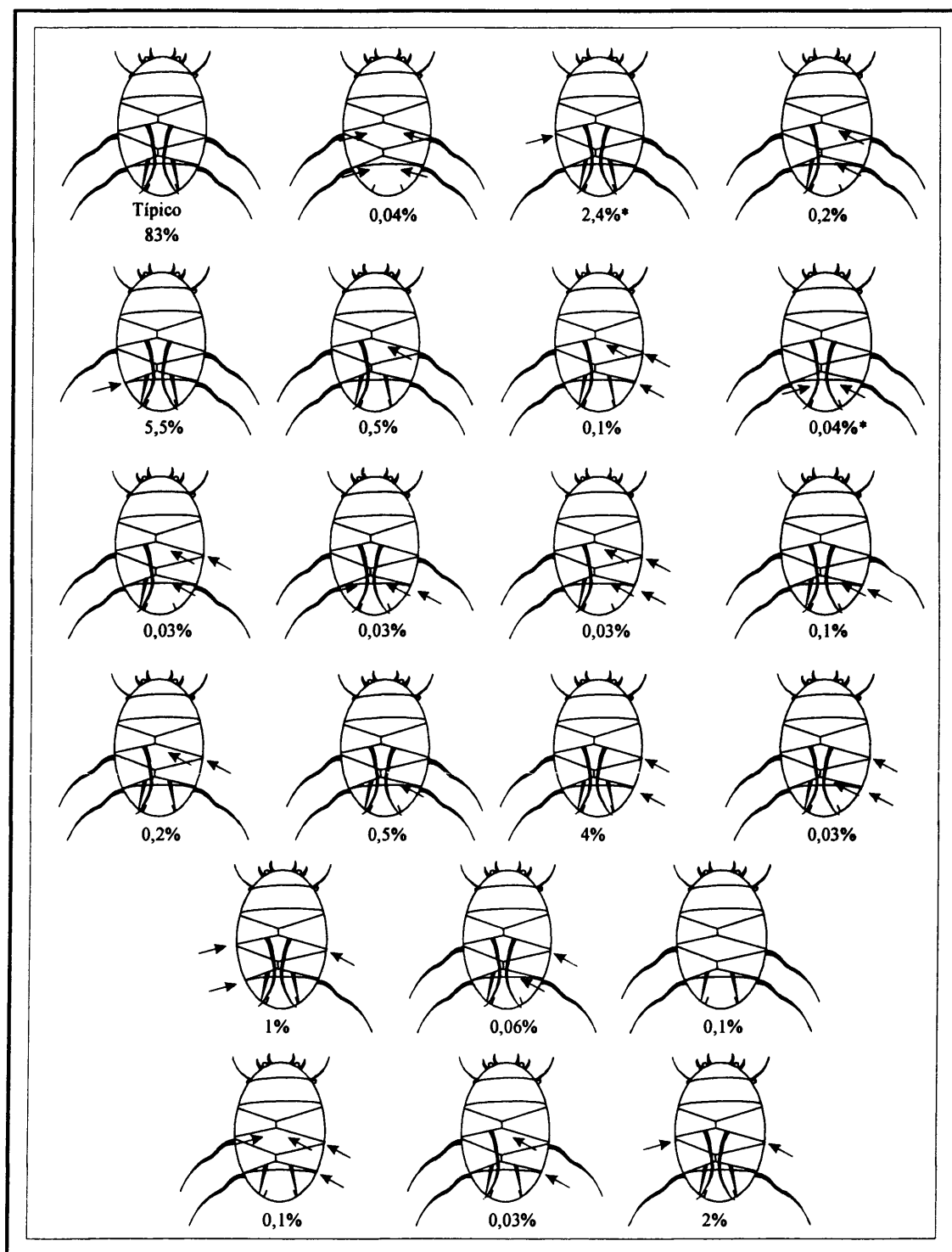


Figura 5.3.95: Morfotipos de *Echiniscus trisetosus* que aparecieron en este trabajo. Bajo cada figura se indica el porcentaje de representatividad de cada morfotipo en el total de ejemplares encontrados en el área estudiada.*Morfotipo también encontrado en los ejemplares juveniles.

En ninguno de los ejemplares estudiados se ha podido determinar la presencia o la ausencia de las manchas oculares.

La longitud total media de los individuos examinados de la Sierra fue de 477 μm , con una desviación estándar de 198 μm , un valor mínimo de 176 μm y uno máximo de 889 μm . El límite superior que encontraron Ramazzotti y Maucci (1983) era de 375 μm , muy por debajo de lo que ha aparecido en la Sierra. El intervalo de longitud total para las hembras fue desde 242 hasta 889 μm , el de los machos desde 297 hasta 770 μm y el de los ejemplares juveniles desde 176 hasta 649 μm . Se puede observar que el tamaño máximo encontrado en los juveniles se acerca mucho al hallado en algunos machos y hembras adultos.

4.- Autoecología

Echiniscus trisetosus ha aparecido en intervalos para todas las variables (altitud, temperatura, velocidad del viento, luminosidad, distancia desde la muestra hasta el suelo y peso seco de la muestra) de igual amplitud que los encontrados en el conjunto del estudio (Tabla 5.3.119).

Esta especie se ha hallado en robledales y encinares, principalmente, aunque también apareció con frecuencia en pinares (de *Pinus sylvestris* y de *Pinus pinea*) y praderas (Tabla 5.3.119). Sobre todo se localizó en musgos, de las especies *Grimmia laevigata* y *Racomitrium heterostrichum*, y en líquenes, del género *Xanthoparmelia* (Tabla 5.3.119).

En la mayoría de las muestras apareció con alguna de las especies de la serie *blumi-canadensis*, *Echiniscus canadensis*, *Echiniscus blumi* y *Echiniscus mediantus*; en 14 de las poblaciones sólo se localizó con alguna de las especies de esta serie. También apareció con *Macrobotus terminalis*, *Ramazzottius oberhaeuseri* y *Milnesium tardigradum*. Compartían casi siempre, la biocenosis con ácaros, nematodos y rotíferos, y en la mitad de las muestras con colémbolos.

5.- Discusión

Echiniscus trisetosus pertenece a la serie *blumi-canadensis* que se ha comentado en el apartado Discusión de la especie *Echiniscus blumi*. La variedad de morfotipos, distintos del típico, exhibidos por esta especie es mucho mayor que en las otras de la serie (Figura 5.3.95), probablemente por presentar, en general, más apéndices laterales en su forma típica, aunque, de hecho, *Echiniscus blumi* tiene más y, sin embargo presenta menos variabilidad (Figuras 5.3.85 y 5.3.95). La presencia de asimetrías, filamentos bífidos, o dobles, aunque también presentes en las otras especies de la serie, es muy abundante en algunos de los morfotipos de *Echiniscus trisetosus*.

Tabla 5.3.119: Valores de las variables ambientales en cada muestra donde ha aparecido *Echiniscus trisetosus*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.2	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	LRP	21	2,2	603	25	0,30	O	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
			LTP	21	0	560	125	0,41	SE	<i>Prastimatia louca</i>
			MRP	21	2,2	603	25	0,53	O	<i>Grimmia laevigata</i>
			MTP	21	0	35	10	0,78	NO	<i>Leucodon sciruides</i>
			LRO	23	0	156	25	0,33	O	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
			MRO	23	0	156	25	0,45	O	<i>Grimmia laevigata</i>
			MTO	22	0	15	10	0,99	NO	<i>Leucodon sciruides</i>
2.1	1220	Matorral xerófilo	LRP	26	0	125	35	0,78	O	<i>Lasallia pustulata</i>
			MRP	26	0	168	30	1,05	O	<i>Racomitrium heterostichum</i>
			LRO	23	0	188	35	0,37	O	<i>Lasallia pustulata</i>
			MRO	23	0	175	30	1,04	O	<i>Racomitrium heterostichum</i>
2.2	1180	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	22	0	58	55	0,52	N	<i>Racomitrium heterostichum</i>
			MRO	19	0	35	55	0,55	N	<i>Racomitrium heterostichum</i>
3.1	1020	<i>Alnus glutinosa</i>	LRP	20	0	25	25	0,32	SO	<i>Xanthoparmelia conspersa</i>
			LTP	20	0	24	47	0,48	SO	<i>Xantoria parietina</i>
3.3	1160	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Juniperus communis</i>	MRP	17	2,1	580	0	1,77	P	<i>Grimmia laevigata</i> + <i>Ceratodon purpureus</i>
4.1	1720	<i>Pinus nigra</i>	MRO	17	1,5	121	13	2,46	N	<i>Ceratodon purpureus</i>
4.2	1500	<i>Pinus sylvestris</i>	LRO	16	0	32	45	0,26	O	<i>Lasallia pustulata</i>
4.3	1240	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	25	0	444	25	0,80	NO	<i>Tortella tortuosa</i>
4.3	1240	Robledal	MRO	21	0	22	25	0,64	NO	<i>Tortula ruralis</i>
5.1	1920	<i>Pinus sylvestris</i>	LRP	25	2,1	925	78	0,40	SE	<i>Umbilicaria cinerascens</i>
			MRP	25	2,1	852	66	0,90	NO	<i>Grimmia laevigata</i>
			MRO	20	0	37	75	2,81	NO	<i>Grimmia laevigata</i>
5.2	2020	Pradera	MRP	24	0	68	18	0,55	S	<i>Polytrichum juniperinum</i>
6.1	940	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	MRO	21	0	32	145	0,59	N	<i>Tortula ruralis</i>
6.2	920	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	26	0	234	0	0,99	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
6.3	960	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Juniperus communis</i>	LRP	22	2	90	9	0,54	E	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
			MRP	22	2	90	54	0,90	E	<i>Racomitrium heterostichum</i>
			LRO	25	0	53	9	0,46	E	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
			MRO	25	0	57	54	0,64	E	<i>Racomitrium heterostichum</i>
7.1	1040	Afloramiento rocoso	MRO	27	0	51	170	1,61	P	<i>Grimmia pulvinata</i>
7.2	1640	Pradera	MRO	25	0	292	19	0,71	N	<i>Orthotrichum lyelli</i>
7.3	960	<i>Pinus pinea</i>	LRP	25	0	187	18	0,24	S	<i>Pseudoevernina furfuracea</i>
			MRP	25	0	145	12	0,36	S	<i>Grimmia trichophylla</i>
			LRO	26	0	25	20	0,16	P	<i>Pseudoevernina furfuracea</i>
			MRO	26	0	28	12	0,28	S	<i>Grimmia trichophylla</i>
			MTO	26	0	380	0	0,61	O	<i>Polytrichum juniperinum</i>
8.1	1480	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	24	1,9	163	20	0,49	SO	<i>Orthotrichum rupestre</i>
			MRO	14	0	7	20	0,35	SO	<i>Orthotrichum rupestre</i>
9.2	1120	Pradera	HP	18	0	21	0	0,95	P	<i>Fraxinus angustifolia</i>
			LRP	19	0	172	78	0,43	N	<i>Lecanora</i> sp.
			LTP	18	1,5	90	67	1,40	S	<i>Xanthoparmelia conspersa</i>
			MRP	19	0	43	46	0,86	N	<i>Homalothecium sericeum</i>
			LRO	26	0	57	70	0,13	NO	<i>Lecanora</i> sp.
			MRO	26	0	83	46	0,60	N	<i>Homalothecium sericeum</i>
9.3	1160	Pradera + <i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	22	0	136	2	0,29	N	<i>Grimmia pulvinata</i> + <i>Homalothecium sericeum</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
			MRO	26	1	28	2	0,43	N	<i>Grimmia pulvinata</i> + <i>Homalothecium sericeum</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
10.1	980	<i>Pinus pinea</i>	LRP	20	1	47	9	1,07	SO	<i>Parmalina tiliacea</i>
			MRP	20	1,9	47	55	0,37	SO	<i>Tortula ruralis</i>
			LRO	18	0	19	9	0,66	SO	<i>Melanelia exasperata</i>
			MRO	18	0	39	55	1,11	SO	<i>Tortula ruralis</i>

Tabla 5.3.119 (Continuación)

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Pa	Or	Especie
11.1	1260	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	LRP	16	1,5	18	54	0,23	S	<i>Parmelia sulcata</i>
			MRP	16	1,9	15	20	0,16	S	<i>Orithotrichum lyelli</i>
			MTP	15	0	11	0,5	0,23	N	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>
			LRO	17	0	8	26	0,32	S	<i>Parmalina tiliacea</i>
			MRO	17	0	8	20	0,32	S	<i>Orithotrichum lyelli</i>
			MTO	16	0	4	0,5	0,11	N	<i>Rosulabryum capillare</i>
11.2	960	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Juniperus communis</i>	HP	25	1,6	625	0	1,21	P	<i>Juniperus communis</i>
			MRP	27	1,5	536	80	1,95	N	<i>Grimmia laevigata</i>
			MRO	20	0	141	80	1,05	N	<i>Grimmia laevigata</i>
11.3	1200	<i>Quercus pyrenaica</i>	HP	22	1,8	630	0	0,53	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			MRP	19	1,3	130	22	0,44	NO	<i>Hypnum cupressiforme</i> + <i>Orithotrichum rupestre</i>
			MRO	17	0	124	22	0,53	NO	<i>Grimmia trichophylla</i>
12.1	1080	<i>Quercus pyrenaica</i>	LRP	19	0	15	62	0,28	N	<i>Parmelia sulcata</i>
			MRP	19	0	18	51	0,42	P	<i>Hedwigia stellata</i>
			LRO	23	1,4	4	62	0,12	N	<i>Parmalina tiliacea</i>
			MRO	24	1,3	18	51	0,93	P	<i>Hedwigia stellata</i>
13.1	1120	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRP	25	0,8	368	65	0,87	N	<i>Lasallia pustulata</i>
			MRP	25	0,8	368	57	1,86	N	<i>Racomitrium heterostichum</i>
13.3	1060	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	18	2,6	560	4	0,60	P	<i>Grimmia laevigata</i>
			MRO	25	1,1	560	4	0,29	P	<i>Grimmia laevigata</i>
16.2	900	Matarral xerófilo	LRP	26	1,3	700	21	0,56	N	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
			MRP	26	1,3	719	11	0,74	N	<i>Grimmia trichophylla</i>
			LRO	18	0	51	21	0,49	N	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			MRO	18	0	11	11	0,83	N	<i>Grimmia trichophylla</i>
16.3	880	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Juniperus communis</i>	HP	24	0	300	0	1,77	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			MRP	23	0	760	15	0,50	P	<i>Grimmia pulvinata</i>
			MRO	18	0	600	15	0,49	P	<i>Grimmia pulvinata</i>
17.1	1120	<i>Cistus ladanifer</i>	LRP	20	0	259	25	0,75	S	<i>Lecanora</i> sp.
			MRP	20	0	286	30	0,65	P	<i>Grimmia laevigata</i>
			MRO	20	0,1	464	30	0,22	P	<i>Grimmia laevigata</i>
17.2	1180	Pradera	HP	20	5,7	619	0	0,66	P	Césped
			MRP	20	5,5	639	5	0,65	P	<i>Grimmia laevigata</i>
			MRO	21	0	260	5	0,33	P	<i>Grimmia laevigata</i>
17.3	1200	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	21	0	218	77	1,56	SE	<i>Grimmia laevigata</i>
			HO	18	0	19	0	1,67	P	<i>Quercus pyrenaica</i>
			MRO	19	0	440	77	0,40	SE	<i>Grimmia laevigata</i>
18.1	1040	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	19	2,2	54	0	1,46	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			LRP	21	0	499	3	0,48	P	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			MRP	21	0	235	4	0,16	SE	<i>Grimmia laevigata</i>
			MTP	19	1,5	47	60	0,40	N	<i>Orithotrichum rupestre</i>
			LRO	20	1,2	321	3	0,41	P	<i>Xanthoparmelia tinctina</i>
			LTO	19	1	31	44	0,80	N	<i>Physcia aipoli</i>
			MRO	20	1,2	400	4	1,24	SE	<i>Grimmia laevigata</i>
18.3	1120	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	21	1,5	255	35	0,59	P	<i>Antitrichia californica</i>
			MRO	22	0	64	35	0,94	P	<i>Antitrichia californica</i>
19.1	1040	Pradera	LRO	24	0	558	130	0,56	S	<i>Xanthoparmelia protomatrae</i>
			MRO	23	0	450	134	0,68	P	<i>Grimmia pulvinata</i>
19.2	1160	<i>Pinus pinea</i>	MRP	25	0	21	55	0,43	N	<i>Hypnum cupressiforme</i>
			MRO	21	0	14	55	0,53	N	<i>Hypnum cupressiforme</i>
19.3	1220	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRO	17	0	38	75	0,49	P	<i>Leucodon scirvroides</i>

Tabla 5.3.119 (Continuación)

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
20.2	1240	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	18	0	78	27	0,57	P	<i>Hypnum cupressiforme</i>
			LRO	15	0	50	49	0,70	P	<i>Pseudoevernina furfuracea</i>
			MRO	16	0	39	27	0,40	P	<i>Hypnum cupressiforme</i>
21.1	1560	<i>Pinus sylvestris</i>	MRO	14	0,7	2	3	0,32	NE	<i>Grimmia pulvinata</i>
21.2	1280	<i>Pradera</i>	MRO	14	1,5	670	3	2,42	P	<i>Grimmia laevigata</i>
22.1	1280	<i>Matollar xerófilo + Quercus pyrenaica</i>	MRP	22	1,8	120	67	3,07	NO	<i>Polytrichum piliferum</i>
			MRO	18	0,5	84	67	3,38	NO	<i>Polytrichum piliferum</i>
22.2	1000	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRP	26	1,6	82	36	0,95	O	<i>Cladonia foliacea</i>
23.1	920	<i>Pinus pinea</i>	LRP	17	0	395	12	0,26	SE	<i>Physcia tenella</i>
			MRP	17	0	73	2	0,51	P	<i>Hedwigia ciliata</i>
			LRO	18	0,2	16	12	0,41	P	<i>Physcia aipoli</i>
			MRO	18	0,2	16	12	0,95	P	<i>Hedwigia ciliata</i>
23.2	1060	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	16	0	888	37	0,50	E	<i>Grimmia laevigata</i>
			MRO	14	0,5	29	37	0,58	E	<i>Grimmia laevigata</i>
23.3	1040	<i>Cistus populifolius</i>	HP	18	0	65	0	0,82	P	<i>Cistus populifolius</i>
			MRO	14	0,8	133	6	2,28	O	<i>Ceratodon purpureus</i>
24.3	1000	<i>Cistus ladanifer</i>	HP	22	0	125	0	0,86	P	<i>Cistus ladanifer</i>
			LRP	23	0	760	16	0,54	NO	<i>Cladonia foliacea</i>
			MRP	22	1,3	166	42	0,79	NO	<i>Racomitrium heterostrichum</i>
			HO	16	0	16	0	0,68	P	<i>Cistus ladanifer</i>
			LRO	16	0	36	36	0,38	NO	<i>Xanthoparmelia tinctoria</i>
			MRO	16	0	37	32	0,78	NO	<i>Racomitrium heterostrichum</i>
25.1	920	<i>Quercus rotundifolia</i>	LRP	18	1,5	21	57	0,36	E	<i>Parmalina tiliacea</i>
			MTP	18	0	34	16	0,30	E	<i>Hedwigia stellata</i>
			HO	17	0,5	117	0	2,18	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			LTO	17	0,1	188	24	0,37	E	<i>Physconia enteroxantha</i>
			MRO	17	0	12	9	0,52	O	<i>Hedwigia ciliata</i>
			MTO	17	0,1	222	16	0,48	E	<i>Hedwigia stellata + Orthotrichum lyelli</i>

Algunos de los morfotipos que presenta *Echiniscus trisetosus* se pueden confundir con *Echiniscus mediantus*, *Echiniscus osellai* y *Echiniscus granulatus* (Tabla 5.3.111), aunque ninguno de estos morfotipos (que presentan espinas en algunas de las posiciones laterales) han aparecido en este trabajo (Tabla 5.3.111 y Figura 5.3.95). En la ontogénesis de *Echiniscus trisetosus* los apéndices laterales D aparecen antes que los C, por lo que los ejemplares sin filamentos en C pero sí en D (Figura 5.3.95) se han considerado *Echiniscus trisetosus* (Ramazzotti y Maucci, 1983).

Se trata de la especie más frecuente de la serie y se han encontrado muchas poblaciones puras y, además, ha aparecido en casi todas las poblaciones mixtas (Tabla 5.3.110), lo mismo que ocurre en otros trabajos (Ramazzotti y Maucci, 1983).

6.- Distribución

Echiniscus trisetosus se ha citado en Europa (la localidad tipo se encuentra en Sardinia, Sicilia, en Italia), Asia, Norte América y África. Ha aparecido en Portugal, en las regiones de Alto Alentejo, Beira Alta, Baja y Litoral, Miño y Tras os Montes y Alto Duero (Da Cunha, 1947a; Maucci y Durante Pasa, 1984a y 1985), y en España, en las comunidades autónomas de Andalucía, Castilla La Mancha, Castilla León, Madrid y

Navarra (Rodríguez Roda, 1946 y 1949; Mihelcic, 1954; Maucci y Durante Pasa, 1984a). En la Comunidad de Madrid se ha encontrado en la Casa de Campo, San Lorenzo de El Escorial y al lado de la carretera que une el puerto de Cotos y el de Navacerrada (cerca del punto de muestreo 4.1 de este trabajo) (Rodríguez Roda, 1949; Mihelcic, 1954).

La distribución de esta especie en la zona estudiada, que se presenta en la Figura 5.3.96, es muy extensa; de hecho, se encuentra en todas las cuadrículas, excepto en la número 15, en el sudeste de la Sierra.

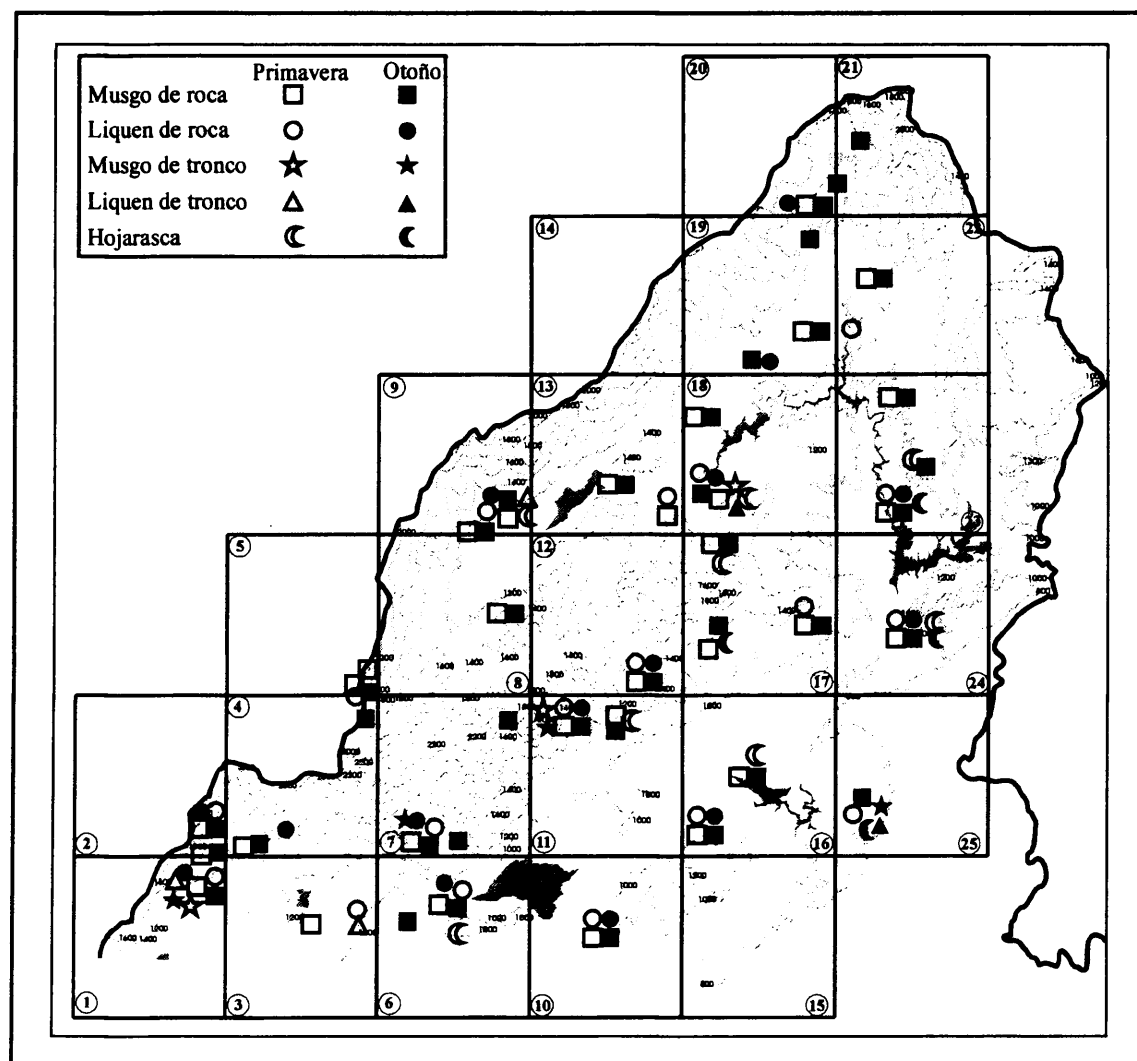


Figura 5.3.96: Distribución de *Echiniscus trisetosus* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.46.- *Echiniscus merokensis merokensis* Richters, 1904

Sinonimia: *Echiniscus iharosi* Rudescu, 1964

1.- Descripción morfológica

Los ejemplares de esta especie presentan una escultura en la cutícula constituida por puntos irregulares, de distinto tamaño y forma, denominada tipo *merokensis* (Figura 5.3.97.A). Hay unas zonas con unos puntos, gruesos, que tienen aspecto de huecos o poro, mientras que la zona de la cutícula entre estos puntos o poros está prácticamente lisa. A veces, se pueden observar unos puntos muy finos en la zona lisa si se usa el objetivo de inmersión. Son amarillentos, rara vez, incoloros.

Presentan manchas oculares rojas en la región cefálica.

Tienen tercera placa media, que está muy desarrollada. La segunda y tercera placas pares tienen una franja transversal donde la escultura de la cutícula es más fina. La placa escapular presenta una franja transversal lisa sin escultura (a veces también tres franjas longitudinales). La placa terminal está, en general, claramente dividida, aunque hay veces que no es tan evidente.

Presentan apéndices laterales con forma de filamento en las posiciones C, D y E (Figura 5.3.97.B). Los apéndices Cd y Dd pueden ser un filamento o una espina corta. El apéndice Dd puede ser un diente triangular corto. Esta especie presenta una gran variabilidad, sobre todo en lo concerniente a los apéndices

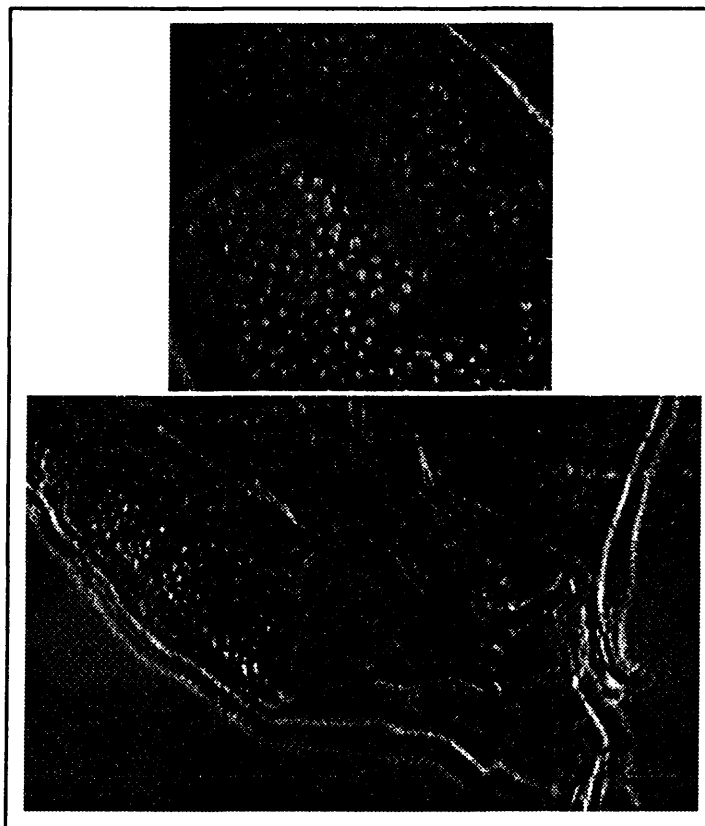


Figura 5.3.97: Imágenes de algunas estructuras de *Echiniscus merokensis merokensis*. (A) Detalle de la escultura tipo *merokensis* de la cutícula; y (B) cuarto par de patas. FilD = filamento en D; FilE = filamento en E; G = gonoporo femenino; Cd = collar dentado; PIV = cuarto par de patas. Barras = 0,01 mm.

dorsales. La espina en Cd puede ser larga, corta o incluso no estar presente. Los apéndices en Dd pueden tener una longitud mayor a la normal o ser de igual tamaño que la de Cd, o puede reducirse hasta desaparecer. Las asimetrías, respecto al plano dorsoventral en los apéndices dorsales son bastante comunes.

El primer par de patas presenta una pequeña espina. El cuarto par de patas tiene una papila y un collar dentado (Figura 5.3.97.B), compuesto por 8-12 dientes (Ramazzotti y Maucci, 1983). Las uñas internas de todas las patas están provistas de un gancho en la base, mientras que las externas son lisas.

Los individuos juveniles tienen dos uñas por pata, no suelen presentar apéndices dorsales y lateralmente tienen filamentos en la posición E y, a veces, en D y en E.

Los huevos son rojizos y ovalados, y los ponen dentro de la exuvia.

2.- Material estudiado

Echiniscus merokensis merokensis ha aparecido en 21 puntos de muestreo y en 38 muestras, con hasta seis muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.120). En las 38 poblaciones se han contabilizado 600 individuos, de los que 255 eran hembras (que presentaban un gonoporo femenino; Figura 5.3.97.B), 3 machos y 4 ejemplares juveniles (Tabla 5.3.120). Las muestras procedían de todos los hábitats y sustratos estudiados, y en las dos épocas del año, excepto de LTP y de LTO (Tabla 5.3.120). Las hembras se han encontrado en MRP, MTP, LRP, HP, MRO, LRO y HO, mientras que los machos se han encontrado en MRP y MRO (Tabla 5.3.120). Los individuos juveniles se han hallado en musgo y liquen de roca en otoño (Tabla 5.3.120).

Además, se han encontrado 8 cutículas asignables a esta especie, de las que 6 eran hembras, 4 de ellas tenían huevos en su interior, en número de 1 a 4 huevos por exuvia. En total se han encontrado 13 huevos, hallados en liquen de roca en primavera y en liquen y musgo de roca en otoño (Tabla 5.3.120).

3.- Variabilidad poblacional

Los morfotipos de *Echiniscus merokensis merokensis* que se han encontrado en este trabajo se representan en la Figura 5.3.98. La variabilidad se muestra en la ausencia de alguno o algunos de los filamentos laterales y/o de los apéndices dorsales. El 73% de los ejemplares estudiados presentaron un morfotipo típico de la especie, es decir, con filamentos en C, D y E laterales, espinas o filamentos en Cd y espinas o un diente en Dd. El 9% exhibió un morfotipo en el que faltaban los apéndices Dd, un 3% de los ejempla-

Tabla 5.3.120: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Echinosus merokensis*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Ho	T	He	Ma	J	Ho	
2.3	MR	2		1			8	6				10
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
4.2	MR					1						1
	LR											0
	MT	1	1				1					2
	LT											0
	H						3	3				3
5.2	MR	3										3
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
9.1	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H						1	1				1
10.2	MR	4	2				9	2				13
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
11.2	MR											0
	LR											
	MT											
	LT											
	H	1										1
12.2	MR	2	1				4	2				6
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
12.3	MR					2						2
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
13.1	MR	1	1									1
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
15.1	MR											0
	LR	2					8					10
	MT											0
	LT											0
	H											0

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Ho	T	He	Ma	J	Ho	
15.2	MR						18	9		2		18
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
18.3	MR	7	3	1			3	1				10
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
19.2	MR	5	2				2					7
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
20.1	MR	3	2									3
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
20.2	MR	8	2									8
	LR	1	1									1
	MT											
	LT											
	H											0
21.3	MR	44					46	32		1	7	90
	LR						277	128		1	4	277
	MT											0
	LT											0
	H											0
22.2	MR	35	14				5	1				40
	LR	34	14			2	15	10				49
	MT											
	LT											0
	H	14	3				1					15
23.1	MR											0
	LR											0
	MT											
	LT											0
	H	2										2
24.3	MR											0
	LR	1										1
	MT											
	LT											0
	H						15	13				15
25.2	MR						11	1	1			11
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
21	38	170					430					600

res tienen un morfotipo en el que faltaban todos los apéndices dorsales, otro 3% un morfotipo sin apéndices D laterales, y ninguno de los otros 24 morfotipos encontrados alcanzaron una representación superior al 2%. En 24 de las 38 poblaciones estudiadas había individuos con el morfotipo típico; de éstas, 11 poblaciones tenían exclusivamente representantes típicos de la especie. El 37% de las poblaciones analizadas estaban integradas

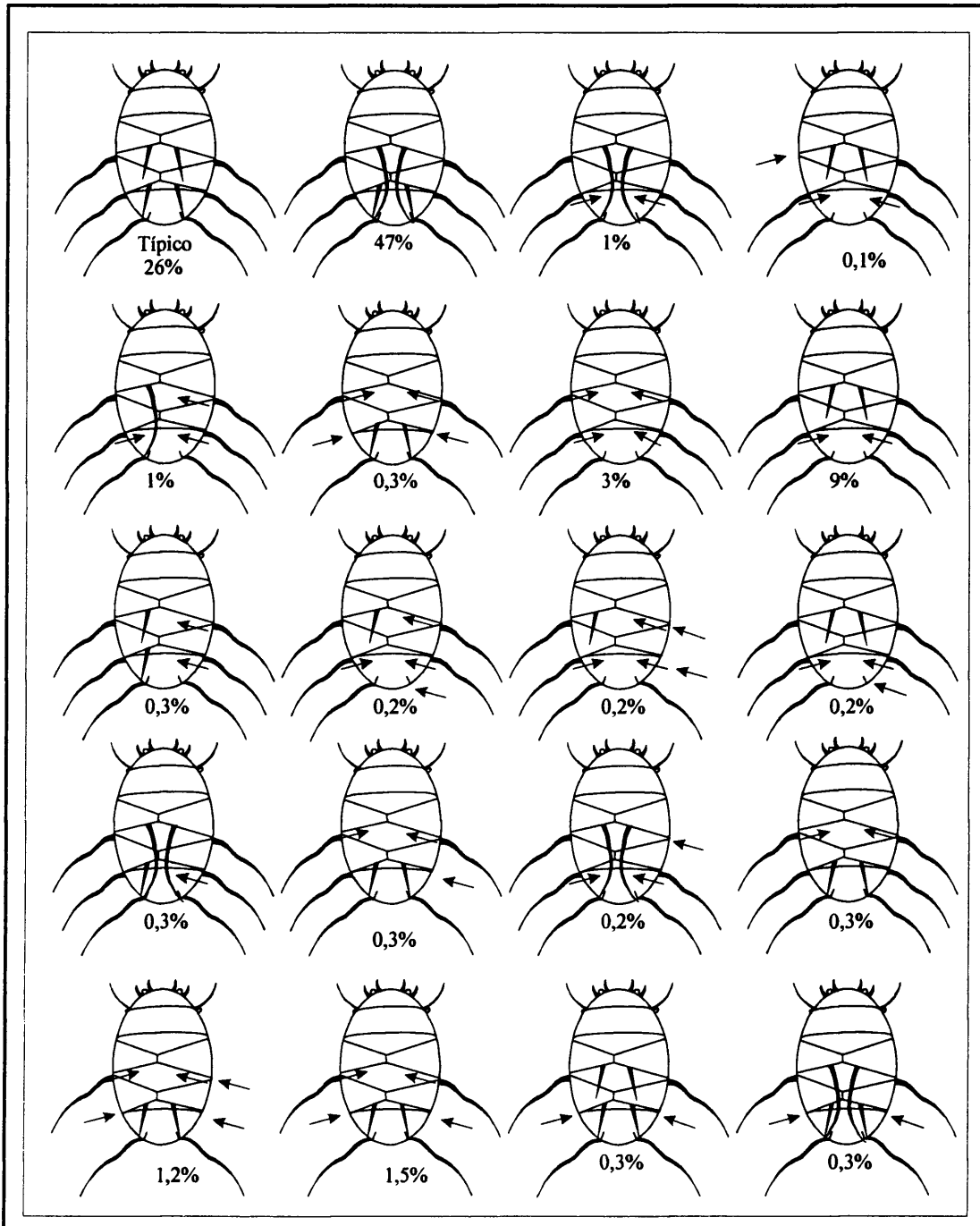


Figura 5.3.98: Morfotipos de *Echiniscus merokensis merokensis* que aparecieron en este trabajo. Bajo cada figura se indica el porcentaje de representatividad de cada morfotipo en el total de ejemplares encontrados en el área estudiada.

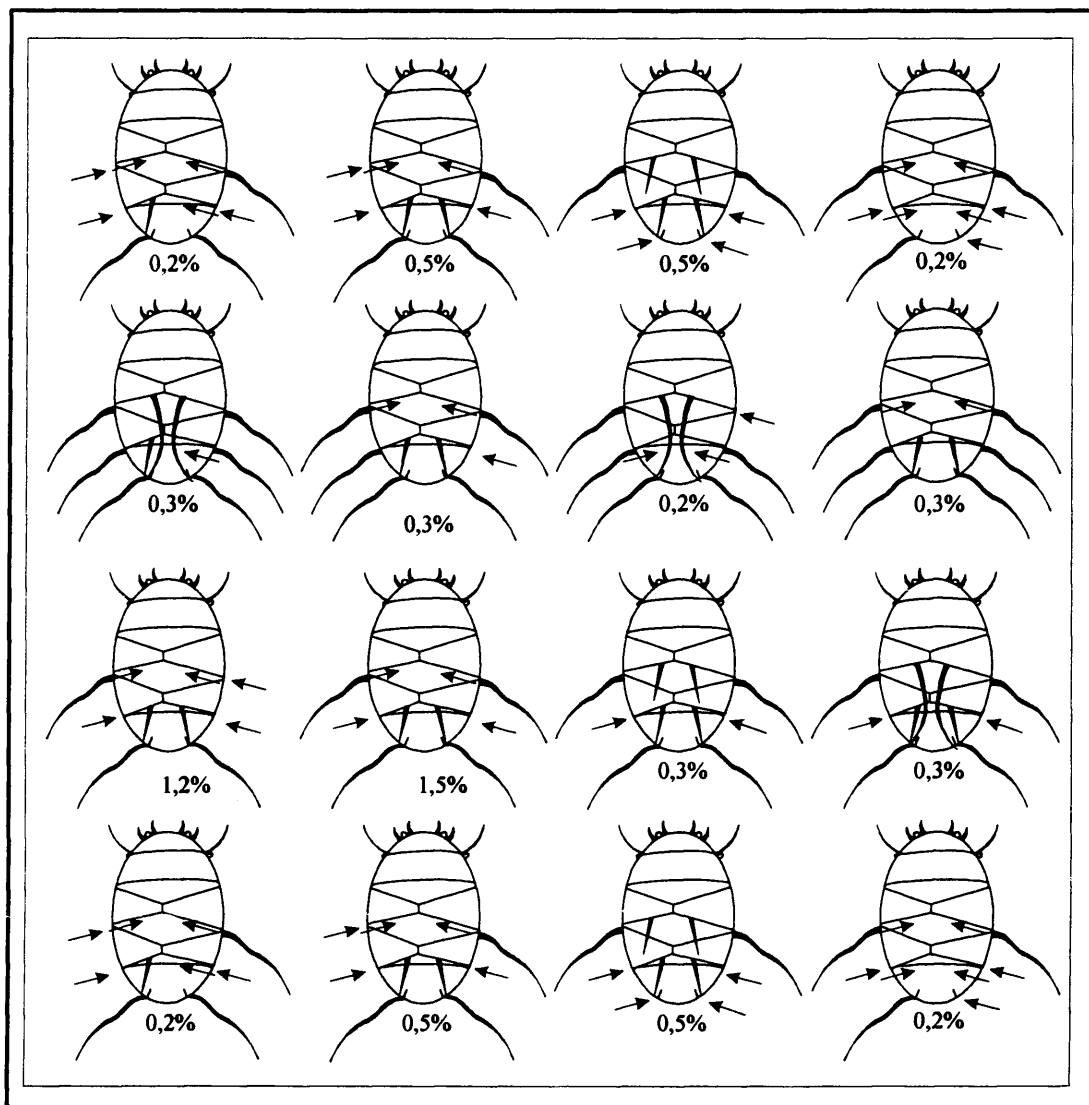


Figura 5.3.98 (Continuación)

únicamente por ejemplares con alguna pérdida o alteración respecto al morfotipo típico. En el 45% de las poblaciones coexistían de individuos con distintos morfotipos, bien fuera el típico con alguno de los alterados, o de distintos morfotipos alterados.

El 82% de las poblaciones estaban constituidos sólo por individuos con la base de las uñas externas lisas, en un 10% sólo por ejemplares con una punta en la base de las uñas del cuarto par de patas, y en 3 poblaciones tanto por individuos con la base lisa como con una punta.

No se ha podido determinar la presencia o la ausencia de manchas oculares en los ejemplares estudiados.

La longitud total media de los individuos analizados de la Sierra fue de 361 μm , con una desviación estándar de 63 μm , un límite inferior de 198 μm y uno superior de 638 μm . Ramazzotti y Maucci (1983) encontraron individuos cuya longitud estaba entre

205 y 230 μm , cerca del valor mínimo encontrado en los ejemplares de la Sierra. El tamaño de las hembras varió entre 209 y 594 μm , el de los machos entre 341 y 440 μm , y el de los individuos juveniles entre 209 y 264 μm .

4.- Autoecología

La especie se ha encontrado en intervalos de altitud y temperatura de amplitudes similares a las obtenidas en la totalidad del estudio; sin embargo, estaba en muestras con poca luminosidad y viento suave, cerca del suelo y en muestras de poco peso (Tabla 5.3.121).

Principalmente han aparecido en robledales y encinares, y en musgos de la especie *Hypnum cupressiforme* (Tabla 5.3.121).

Tabla 5.3.121: Valores de las variables ambientales en cada muestra donde ha aparecido *Echiniscus merokensis merokensis*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dlat	Pa	Or	Especie
2.3	1400	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	18	2,6	23	50	0,79	SO	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>
			MRO	21	0	30	50	0,46	SO	<i>Racomitrium heterostichum</i>
4.2	1500	<i>Pinus sylvestris</i>	MTP	20	0	45	48	0,32	NE	<i>Hypnum cupressiforme</i>
			HO	16	0	24	0	1,60	P	<i>Pinus sylvestris</i>
			MRO	16	0,1	29	40	0,50	O	<i>Hypnum cupressiforme</i>
			MTO	15	0	19	48	0,72	NE	<i>Hypnum cupressiforme</i>
5.2	2020	<i>Pradera</i>	MRP	24	0	68	18	0,55	S	<i>Polytrichum juniperinum</i>
9.1	1120	<i>Pradera</i>	HO	25	0	172	0	1,01	P	Césped
10.2	840	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	22	1,3	75	93	0,27	NO	<i>Antitrichia californica</i>
			MRO	20	0	20	93	0,64	NO	<i>Antitrichia californica</i>
11.2	960	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Juniperus communis</i>	HP	25	1,6	625	0	1,21	P	<i>Juniperus communis</i>
12.2	1600	<i>Pinus sylvestris</i>	MRP	15	0,8	34	76	0,87	E	<i>Hypnum cupressiforme</i>
			MRO	22	0	7	76	0,82	E	<i>Hypnum cupressiforme</i>
12.3	1360	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRO	20	0	9	31	0,80	P	<i>Hypnum cupressiforme</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
13.1	1120	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	25	0,8	368	57	1,86	N	<i>Racomitrium heterostichum</i>
15.1	760	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Juniperus communis</i>	LRP	27	0	287	21	0,06	O	Liquen incrustante
			LRO	30	0	770	21	0,08	O	<i>Lecanora</i> sp.
15.2	840	Matotal xerófilo	MRO	24	2	162	8	2,82	N	<i>Grimmia pulvinata</i>
18.3	1120	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	21	1,5	255	35	0,59	P	<i>Antitrichia californica</i>
			MRO	22	0	64	35	0,94	P	<i>Antitrichia californica</i>
19.2	1160	<i>Pinus pinea</i>	MRP	25	0	21	55	0,43	N	<i>Hypnum cupressiforme</i>
			MRO	21	0	14	55	0,53	N	<i>Hypnum cupressiforme</i>
20.1	1420	<i>Quercus pyrenaica</i> + <i>Ilex</i> <i>aquifolium</i>	MRP	17	0	53	22	0,22	E	<i>Isoetecium myosuroides</i>
20.2	1240	<i>Quercus pyrenaica</i>	LRP	18	0	168	49	0,74	P	<i>Cladonia foliacea</i>
			MRP	18	0	78	27	0,57	P	<i>Hypnum cupressiforme</i>
21.3	1400	<i>Alnus glutinosa</i> + <i>Pinus</i> <i>syvestris</i>	MRP	15	0	12	50	0,71	N	<i>Rosulabryum capillare</i>
			LRO	12	0	0,31	91	0,47	N	<i>Cladonia humilis</i>
			MRO	12	0	0,18	50	0,63	N	<i>Rosulabryum capillare</i>
22.2	1000	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	25	1,1	80	0	1,86	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			LRP	26	1,6	82	36	0,95	O	<i>Cladonia foliacea</i>
			MRP	26	1,6	130	30	1,08	O	<i>Hypnum cupressiforme</i>
			HO	21	0	47	0	0,89	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			LRO	21	0	42	15	0,75	NE	<i>Pseudoevernium furfuracea</i>
			MRO	22	0	77	30	0,35	O	<i>Hypnum cupressiforme</i>
23.1	920	<i>Pinus pinea</i>	HP	19	0	203	0	2,04	P	<i>Pinus pinea</i>
24.3	1000	<i>Cistus ladanifer</i>	LRP	23	0	760	16	0,54	NO	<i>Cladonia foliacea</i>
			HO	16	0	16	0	0,68	P	<i>Cistus ladanifer</i>
25.2	760	<i>Juniperus communis</i>	MRO	18	0	161	14	0,61	N	<i>Racomitrium heterostichum</i>

Echiniscus merokensis merokensis apareció, con frecuencia, en las muestras con *Echiniscus trisetosus*, *Echiniscus merokensis suecica*, *Macrobiotus terminalis* y *Ramazzottius oberhaeuseri*. En cinco muestras se localizó sin ninguna otra especie de tardígrado, y en tres muestras estaba sólo con otras especies de la clase Heterotardigrada. Casi siempre cohabitaba en la biocenosis con ácaros, nematodos y rotíferos y en más de la mitad de las poblaciones estudiadas, con colémbolos.

5.- Discusión

La especie *Echiniscus merokensis merokensis* se distingue del resto del género *Echiniscus* por el tipo de escultura que tiene, tipo *merokensis*, con poros o puntos claros irregulares, por presentar tercera placa mediana y tener filamentos en las posiciones C y D laterales. En la Tabla 5.3.122 se detallan algunas de las diferencias y semejanzas entre *Echiniscus merokensis merokensis* y otras especies cercanas a ella. El conjunto de caracteres antes mencionado hacen que *Echiniscus merokensis merokensis* sea relativamente fácil de distinguir del resto de las especies.

Tabla 5.3.122: Diferencias y semejanzas entre *Echiniscus merokensis merokensis*, *Echiniscus merokensis suecica* y otras especies cercanas del género. 1 = información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983; 2 = información obtenida de Moon y Kim, 1994. Tipo de cutículas: 1 = *merokensis*; 2 = similar a la tipo *merokensis* algo distinta en la forma y con distribución más uniforme. A = ausente; P = presente; Cd = apéndice dorsal en la posición C; Dd = apéndice dorsal en la posición D. F = filamento; Es = espina; D = diente. ¿? = información no disponible en la descripción. PIV = cuarto par de patas; Pe = pequeño. Número de puntas en la base de las uñas del cuarto par de patas: 1 ó lisa (L). En negrita se señalan las especies que han aparecido en este trabajo.

	<i>E. merokensis</i> ¹	<i>E. merokensis suecica</i> ¹	<i>E. testudo trifilis</i> ¹	<i>E. testudo quadrifilis</i> ¹	<i>E. columinis</i> ¹	<i>E. spiniger</i> ¹	<i>E. cheonyoungi</i> ²
Tipo de cutícula	1	1	1	1	1	1	2
Tercera placa mediana	P	P	A/P	A/P	A	A	¿?
Apéndices en B	A	F	A	F	F/A	Es/A	F
Apéndices en C	F	F	F	F	F	Es	F
Apéndices en D	F	F	A	A	F	Es	F
Apéndices en E	F	F	F	F	F/A	Es	F
Apéndices en Cd	F/Es	F/Es	A	A	F/Es	A/F/Es	Es
Apéndices en Dd	Es/D	Es/D	Es	Es	Es	A/Es	Es
Base de las uñas externas de PIV	L	L	L/1	L/1	¿?	1	L
Base de las uñas internas de PIV	Gancho	Gancho	Gancho Pe	Gancho Pe	Gancho	Gancho	L

6.- Distribución

Echiniscus merokensis merokensis se ha encontrado en Europa (la localidad tipo está en Noruega), Asia, África y el continente americano. Ha aparecido en Andorra (Maucci y Durante Pasa, 1984a), en Portugal, en las regiones de Alto y Bajo Alentejo, Berira Alta, Baja y Litoral, Duero litoral, Estremadura, Miño y Tras os Montes y Alto Duero (Da Cunha, 1944 a; Fontoura 1981 y 1982; Maucci y Durante Pasa, 1984a y 1985), y en España, en Castilla León (Maucci y Durante Pasa, 1984a). Es la primera vez que se encuentra en la Comunidad de Madrid.

La distribución de la especie en la zona estudiada, presenta en la Figura 5.3.99, fue muy amplia.

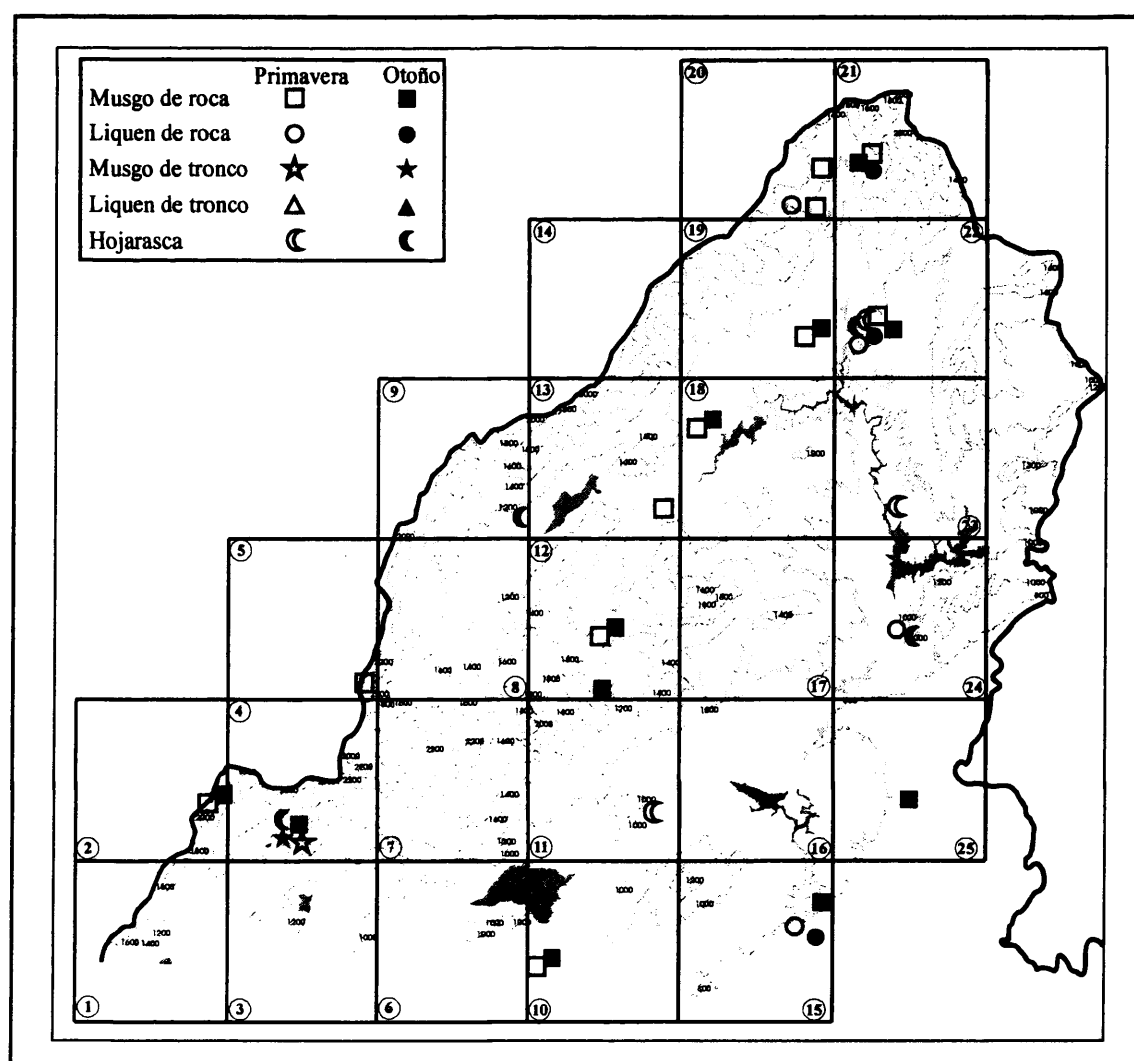


Figura 5.3.99: Distribución de *Echiniscus merokensis merokensis* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.47.- *Echiniscus merokensis suecica* Thulin, 1911

1.- Descripción morfológica

Los ejemplares de esta subespecie exhiben una escultura tipo *merokensis* en la cutícula.

Tienen manchas oculares rojas en la región cefálica.

Tienen tercera placa media. La segunda y tercera placas pares tienen una franja transversal donde la escultura de la cutícula es más fina. La placa escapular presenta una franja transversal lisa, sin escultura. La placa terminal usualmente está claramente dividida, aunque hay veces que no es tan evidente.

Presentan apéndices laterales con forma de filamento en las posiciones B, C, D y E (Figura 5.3.100). Los apéndices en Cd y Dd pueden ser filamentos o espinas cortas. El apéndice en Dd puede ser un diente triangular corto.

El primer par de patas presenta una pequeña espina. El cuarto par de patas tiene una papila y un collar dentado. Las uñas internas de todas las patas están provistas de un gancho en la base, mientras que las externas son lisas.

Los huevos los ponen dentro de la exuvia.



Figura 5.3.100: Ejemplar completo de *Echiniscus merokensis suecica*. FilB = filamento en B; FilC = filamento en C; FilD = filamento en D; FilE = filamento en E. Barras = 0,05 mm.

2.- Material estudiado

Echiniscus merokensis suecica se ha encontrado en 6 puntos de muestreo y en 11 muestras, con una, dos o tres muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.123). Han aparecido 80 individuos en las 11 poblaciones, 50 de ellos hembras (Tabla 5.3.123). Las muestras donde se localizaron fueron de MRP, LRP, LTP, HP, MRO y LRO (Tabla 5.3.123). Las hembras se han encontrado en MRP, LTP, MRO y LRO (Tabla 5.3.123). También se ha encontrado con una cutícula asignable a esta especie, aunque no se han encontrado huevos (Tabla 5.3.123).

Tabla 5.3.123: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Echiniscus merokensis suecica*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
12.3	MR	3	1				1	1				3
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
15.1	MR											0
	LR						3	2				3
	MT											0
	LT	cut	1									1
	H											0
15.2	MR						4	3				4
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
19.2	MR						1	1				1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
21.3	MR	9										9
	LR						49	37				49
	MT											0
	LT											0
	H											0
22.2	MR	6	5									6
	LR	3										3
	MT											
	LT											0
	H	1										1
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
6	11	22					58					80

3.- Variabilidad poblacional

Los morfotipos de *Echiniscus merokensis suecica* que han aparecido en este trabajo, están representados en la Figura 5.3.101. El 66% de los ejemplares estudiados presentaban un morfotipo típico, es decir, filamentos en las posiciones B, C, D y E laterales, y filamentos, espinas o dientes en las posiciones Cd y Dd, el 12% exhibieron un morfotipo al que le faltaba uno de los filamentos B laterales y tiene filamentos en la posición Cd, mientras que los otros seis morfotipos estuvieron muy poco representados en el material de la Sierra estudiado. En 7 de las 11 poblaciones analizadas había algún representante con el morfotipo típico; sólo una población estaba integrada en su totalidad por este tipo de ejemplares y en 8 de las poblaciones alguno de sus componentes presentaba un morfotipo alterado respecto al típico.

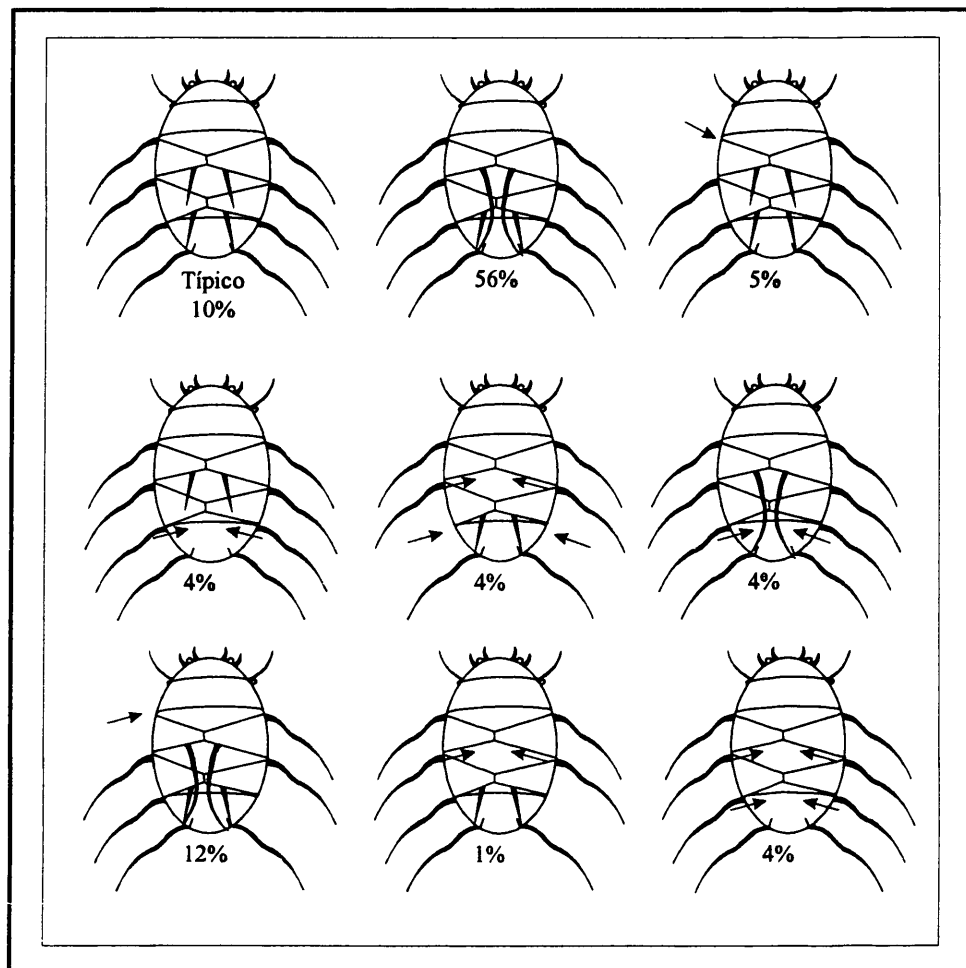


Figura 5.3.5.3.101: Morfotipos de *Echiniscus merokensis suecica* que aparecieron en este trabajo. Bajo cada figura se indica el porcentaje de representatividad de cada morfotipo en el total de ejemplares encontrados en el área estudiada.

Tan sólo en una de las poblaciones se determinaron ejemplares con una punta en la base de las uñas externas del cuarto par de patas; en el resto de las poblaciones sólo había individuos con las bases de las uñas externas lisas.

No se ha podido determinar en ningún ejemplar la presencia o la ausencia de las manchas oculares.

La longitud total media de los individuos estudiados en la Sierra de *Echiniscus merokensis suecica* fue de 356 μm , con una desviación estándar de 91 μm , un límite inferior de 198 μm y uno superior de 693 μm . El valor máximo de longitud total que encontraron Ramazzotti y Maucci para esta especie era de 245 μm , por debajo, incluso, de la media encontrada en la Sierra. La longitud de las hembras en la Sierra varió entre 264 y 693 μm .

4.- Autoecología

Echiniscus merokensis suecica apareció en puntos de muestreo de altitudes medias, y muestras donde había viento suave, poca luminosidad y de poco peso seco, y donde los intervalos de temperatura y distancia desde la muestras hasta el suelo fueron de la misma amplitud que los encontrados en el conjunto del estudio (Tabla 5.3.124).

Esta subespecie se localizó en puntos de muestreo de vegetación variada, y en musgos, sobretudo, de la especie *Hypnum cupressiforme* (Tabla 5.3.124)

En casi todas las muestras estaba con *Echiniscus merokensis merokensis* y, con menos frecuencia, aparecía con *Macrobiotus richtersi* y *Milnesium tardigradum*. Cohabitaba casi siempre en la biocenosis con ácaros, nematodos y rotíferos.

Tabla 5.3.124: Valores de las variables ambientales en cada muestra donde ha aparecido *Echiniscus merokensis suecica*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
12.3	1360	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	12	2,0	76	31	0,51	P	<i>Hypnum cupressiforme</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
			MRO	20	0	9	31	0,80	P	<i>Hypnum cupressiforme</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i>
15.1	760	<i>Quercus rotundifolia</i> + <i>Juniperus communis</i>	LTP	25	1,5	21	73	0,29	NO	<i>Xantoria parietina</i>
			LRO	30	0	770	21	0,08	O	<i>Lecanora</i> sp.
15.2	840	Matorral xerófilo	MRO	24	2	162	8	2,82	N	<i>Grimmia pulvinata</i>
19.2	1160	<i>Pinus pinea</i>	MRO	21	0	14	55	0,53	N	<i>Hypnum cupressiforme</i>
21.3	1400	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	15	0	12	50	0,71	N	<i>Rosulabryum capillare</i>
			LTO	12	0	0,31	91	0,47	N	<i>Cladonia humilis</i>
22.2	1000	<i>Quercus rotundifolia</i>	HP	25	1,1	80	0	1,86	P	<i>Quercus rotundifolia</i>
			LRP	26	1,6	82	36	0,95	O	<i>Cladonia foliacea</i>
			MRP	26	1,6	130	30	1,08	O	<i>Hypnum cupressiforme</i>

5.- Discusión

Echiniscus merokensis suecica es una subespecie del género *Echiniscus* que se distingue del resto por tener la escultura de la cutícula tipo *merokensis* y tener apéndices con forma de filamento en las posiciones laterales B, C, D y E. En la Tabla 5.3.122 se presentan las diferencias y semejanzas de *Echiniscus merokensis suecica* con otras cercanas del género.

Echiniscus merokensis suecica es idéntica a *Echiniscus merokensis merokensis* en el tipo de escultura de la cutícula y la posición de las placas, y tan sólo se diferencia de *Echiniscus merokensis merokensis* por tener filamentos en la posición B lateral (Tabla

5.3.122). Según Ramazzotti y Maucci (1983), *Echiniscus merokensis suecica* se diferencia, además, por su tamaño algo mayor, aunque en este trabajo el intervalo de tamaño de ambas especies es prácticamente el mismo. Otra característica, más sutil, que diferencia a *Echiniscus merokensis suecica* de *Echiniscus merokensis merokensis*, según Ramazzotti y Maucci (1983), es que el apéndice dorsal Cd no se inserta exactamente en el ángulo posterior de la segunda placa par, sino que lo hace un poco más hacia la zona interna. Durante el crecimiento y las distintas mudas *Echiniscus merokensis suecica* pasa por un estadio (antes de que desarrolle los filamentos en posición B lateral) en el que no es distinguible del morfotipo típico *Echiniscus merokensis merokensis* (Ramazzotti y Maucci, 1983). Parece entonces lógico atribuir la forma *Echiniscus merokensis suecica* como el último estadio de *Echiniscus merokensis merokensis* (Ramazzotti y Maucci, 1983). Ramazzotti (Ramazzotti y Maucci, 1983) encontró poblaciones sólo con *Echiniscus merokensis merokensis*, poblaciones sólo con *Echiniscus merokensis suecica* y poblaciones con mezcla de ambas especies. Sin embargo, en este trabajo no se han encontrado poblaciones sólo con *Echiniscus merokensis suecica*. Esto puede crear cierta controversia, puesto que se supone que dos subespecies están separadas alopátricamente pero pueden cruzarse; si dos subespecies comparten su distribución, como es el caso, pueden cruzarse, y, por lo tanto, dejarían de ser subespecies distintas.

6.- Distribución

Echiniscus merokensis suecica se ha citado en Europa (la localidad tipo se sitúa en Suecia), África y Norte América. Es la primera vez que se cita en la Península Ibérica, Islas Baleares, Islas Canarias e Islas Chafarinas.

La distribución de la especie en la zona estudiada, que se presenta en la Figura 5.3.102, se centra en tres regiones, una al norte, otra en el centro y la tercera en el sudeste de la Sierra.

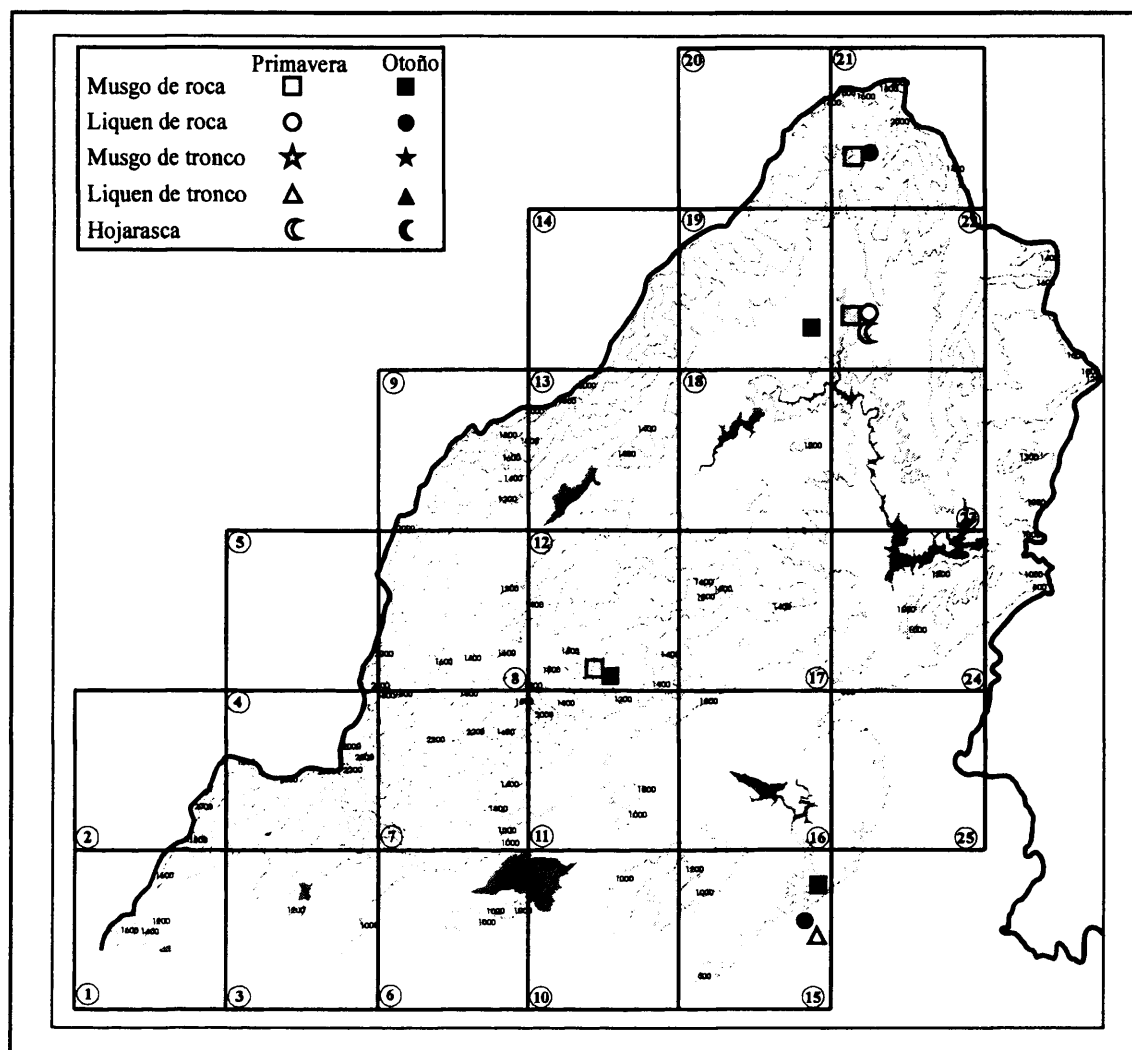


Figura 5.3.102: Distribución de *Echiniscus merokensis suecica* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

Género *Pseudechiniscus* Thulin, 1911

Diagnosis del Género (según Ramazzotti y Maucci, 1983).

Presenta segunda placa par, o tercera placa mediana, placa pseudosegmentada, par o impar, y placa terminal.

Tiene cirro bucal.

El cirro A tiene forma de filamento.

Especie tipo: *Pseudechiniscus suillus* (Ehrenberg, 1853).

5.3.3.48.- *Pseudechiniscus facettalis* (Petersen, 1951)

Sinonimias: *Pseudechiniscus suillus* forma *facettalis* Petersen, 1951

Pseudechiniscus pseudocoronifer forma *facettalis* Maucci, 1954

Pseudechiniscus suillus facettalis Ramazzotti, 1962 y 1972

1.- Descripción morfológica

Los ejemplares de esta especie presentan los apéndices cefálicos normales, aunque el cirro lateral A es corto. La escultura de la cutícula está constituida por una granulación regular (Figura 5.3.103), más fina en la placa mediana y en la zona caudal de las placas pares. Son de color rojo o marrón-rojizo.

Presentan manchas oculares negras en la región cefálica.

La placa pseudosegmentada siempre está dividida en dos (es decir, es par). La placa cefálica y la placa terminal tienen facetas.

El cuarto par de patas tiene una papila. Las uñas internas presentan un gancho en la base, que puede ser muy pequeño y verse con dificultad, y las externas son lisas.

2.- Material estudiado

Pseudechiniscus facettalis ha aparecido en 6 puntos de muestreo y en 7 muestras, con una o dos muestras por punto de muestreo (Tabla 5.3.125). Se han encontrado un total de 25 individuos en las 7 poblaciones, 13 de ellos eran hembras (que presentan un gonoporo con forma de flor) (Tabla 5.3.125). Las muestras procedían de musgo de roca, tanto de primavera como de otoño; las hembras han aparecido en casi todas las muestras (Tabla 5.3.125). No se han encontrado ni cutículas ni huevos asignables a esta especie.



Figura 5.3.103: Detalle de la cutícula de *Pseudechiniscus facettalis*. Imagen de un ejemplar de la colección del Departamento de Biología Animal de la Università degli studi di Modena e Reggio Emilia. Barra = 10 µm.

Tabla 5.3.125: Número de individuos encontrados en cada muestra de *Pseudechiniscus facettalis*.
Abreviaturas como en la Tabla 5.3.1.

Pto	Mstr	Primavera					Otoño					Total
		T	He	Ma	J	Hu	T	He	Ma	J	Hu	
1.1	MR	3	1				13	9				16
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
2.3	MR						2	1				2
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
5.3	MR						1					1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
13.1	MR	3	1									3
	LR											0
	MT											0
	LT											0
	H											0
17.2	MR	1	1									1
	LR											
	MT											
	LT											
	H											0
20.2	MR	2										2
	LR											0
	MT											
	LT											
	H											0
N° Puntos Total	N° muestras estudiadas	N° ejemplares Primavera					N° ejemplares Otoño					Total
6	7	9					16					25

3.- Variabilidad poblacional

Pseudechiniscus facettalis presentó variabilidad poblacional en cuanto a la base de las uñas externas del cuarto par de patas. Tres de las poblaciones estaban compuestas exclusivamente por individuos con la base de las uñas del cuarto par de patas lisa, en una población todos los componentes tenían una punta en la base de las uñas externas, y en dos poblaciones una de las uñas externas era lisa y la otra portaba una punta.

Se han encontrado manchas oculares en 18 de los individuos estudiados y en 7 no se ha podido determinar su presencia o su ausencia.

La longitud total media de los ejemplares de *Pseudechiniscus facettalis* en la Sierra fue de 336 μm , con una desviación estándar de 62 μm , un valor mínimo de 253 μm y uno máximo de 572 μm . El valor máximo de longitud total que encontraron Ramazzotti

y Maucci (1983) para esta especie fue de 180 μm , por debajo incluso del límite inferior hallado en la Sierra. Las hembras presentaban un intervalo de longitud entre 297 y 572 μm .

4.- Autoecología

Pseudechiniscus facettalis se ha encontrado en puntos de muestreo que estaban a elevadas altitudes, y en muestras con poca luminosidad, cerca del suelo y con poco peso seco, si se comparan con lo obtenido en la totalidad del estudio (Tabla 5.3.126). Por otra parte, los intervalos de temperatura y velocidad media del viento de las muestras donde ha aparecido tenían amplitudes similares a las del conjunto del estudio (Tabla 5.3.126).

Se ha encontrado en tipos de vegetación variados y en musgos, sobre todo, de la especie *Hypnum cupressiforme* (Tabla 5.3.126).

En las muestras estaban con frecuencia con *Macrobiotus terminalis* y *Murrayon dianeae*. Apareció sólo con heterotardígrados, sin eutardígrados, en dos de las muestras, principalmente con *Echiniscus trisetosus* y *Echiniscus canadensis*. Siempre compartían la biocenosis con ácaros, nematodos y rotíferos, y en más de la mitad de las muestras apareció con colémbolos.

Tabla 5.3.126: Valores de las variables ambientales en cada muestra donde ha aparecido *Pseudechiniscus facettalis*. Abreviaturas como en la Tabla 5.3.2.

Pto	Alt	Veg	Mstr	T	Vv	L	Dist	Ps	Or	Especie
1.1	1100	<i>Pinus nigra</i>	MRP	22	1,9	87	73	0,40	NE	<i>Hypnum cupressiforme</i>
			MRO	20	0	56	73	0,73	NE	<i>Hypnum cupressiforme</i>
2.3	1400	<i>Pinus sylvestris</i>	MRO	21	0	30	50	0,46	SO	<i>Racomitrium heterostichum</i>
5.3	2240	Afloramiento rocoso	MRO	25	1,5	12	93	0,76	S	<i>Ceratodon purpureus</i>
13.1	1120	<i>Quercus rotundifolia</i>	MRP	25	0,8	368	57	1,86	N	<i>Racomitrium heterostichum</i>
17.2	1180	Pradera	MRP	20	5,5	639	5	0,65	P	<i>Grimmia laevigata</i>
20.2	1240	<i>Quercus pyrenaica</i>	MRP	18	0	78	27	0,57	P	<i>Hypnum cupressiforme</i>

5.- Discusión

Pseudechiniscus facettalis se caracteriza por tener la placa pseudosegmentada dividida en dos, tener facetas en la placa cefálica y en la terminal y por no presentar más apéndices que el cirro A. Estas características la distinguen de otras especies cercanas del género, como se puede observar en la Tabla 5.3.127. La escultura de la cutícula de *Pseudechiniscus facettalis* y *Pseudechiniscus pseudocoronifer* son muy parecidas; sin embargo *Pseudechiniscus facettalis* presenta los gránulos de mayor tamaño que *Pseudechiniscus pseudocoronifer* (Tabla 5.3.127). Se diferencia de la especie

Pseudechiniscus ramazzotti forma *facettalis* porque la escultura de la cutícula de ésta tiene una granulación más gruesa, que se distribuye uniformemente (Tabla 5.3.127).

La enorme similitud entre las esculturas de las cutícula de *Pseudechiniscus pseudocoronifer* y *Pseudechiniscus facettalis*, así como la presencia de facetas en las placas cefálica y terminal en ambas especies (Tabla 5.3.127), hicieron que Maucci (1954) considerara a *Pseudechiniscus facettalis* una forma de *Pseudechiniscus pseudocoronifer*; la primera sin apéndices en C, D y E, y la segunda con ellos (Tabla 5.3.127). Sin embargo, Ramazzotti y Maucci (1983) mantuvieron la especie *Pseudechiniscus facettalis* como válida, pues consideraron que no existían evidencias suficientes para establecer una clasificación subespecífica de *Pseudechiniscus pseudocoronifer*.

Tabla 5.3.127: Diferencias y semejanzas entre *Pseudechiniscus facettalis* y otras especies cercanas del género. 1 = información obtenida de Ramazzotti y Maucci, 1983.

	<i>P. facettalis</i> ¹	<i>P. pseudocoronifer</i> ¹	<i>P. ramazzotti</i> forma <i>facettalis</i> ¹	<i>P. suillus</i> ¹
Placa pseudosegmentada	Dividida en dos	Dividida en dos	Dividida en dos + dos lóbulos	No Dividida
Placa cefálica	Con facetas	Con facetas	Con facetas	Sin facetas
Placa terminal	Con facetas	Con facetas	Con facetas	Sin facetas
Apéndices laterales	Cirro A	Cirro A y C, D, E = papila	Cirro A	Cirro A

6.- Distribución

Pseudechiniscus facettalis se ha citado en Europa (la localidad tipo está en Groenlandia), Asia, África, Oceanía y el continente americano. Ha aparecido en Andorra (Maucci y Durante Pasa, 1984a), en Portugal, en Tras os Monte e Alto Duero (Maucci y Durante Pasa, 1985), y en España, en Andalucía y Aragón (Maucci y Durante Pasa, 1984a; McInnes, 1991). Es la primera vez que se encuentra en la Comunidad de Madrid.

La distribución de las especie en la zona estudiada, que se presentan en la Figura 5.3.104, se centra en tres zonas: una en el sudoeste, otra en el centro y la tercera en el norte de la Sierra.

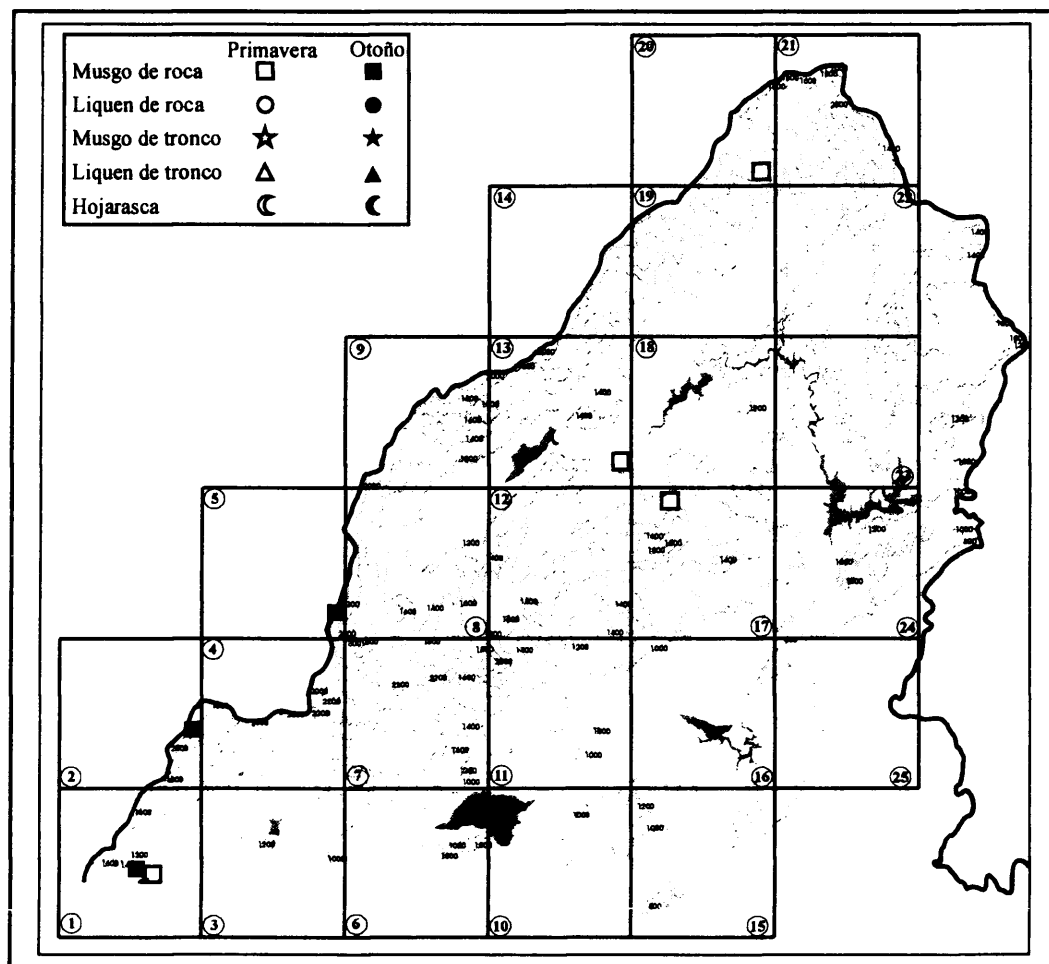


Figura 5.3.104: Distribución de *Pseudechiniscus facettalis* en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama. Cada hábitat, sustrato y época del año se ha representado con un símbolo (ver leyenda).

5.3.3.50.- Incertidumbres Taxonómicas

En el desarrollo de este trabajo se han encontrado dos problemas taxonómicos: uno referente a la identificación de las exuvias halladas en las muestras y el otro en relación con las especies del grupo *Macrobiotus* grupo *hufelandi* y del *Macrobiotus* grupo *rich-tersti*.

En cuanto a las exuvias extraídas en las distintas muestras, se han encontrado un total de 792; 413 de ellas se han podido asignar a la especie a la que pertenecían, porque presentaban características particulares de estructuras no pertenecientes al aparato buco-faríngeo, que así lo han permitido. En estos casos se ha especificado en la descripción de cada especie el número de exuvias halladas.

El otro grupo de incertidumbres taxonómicas hace referencia a los grupos *hufelandi* y *richtersi*. Se han encontrado 55 ejemplares de *Macrobiotus* grupo *hufelandi* que no se han podido determinar hasta especie porque presentaban mezcla de características de varias de las especies del grupo y, en muchos casos, o no se han hallado huevos que pudieran ayudar a su identificación, o había mezcla de varios tipos de huevos en la muestra. Sin embargo, se pueden asignar al *Macrobiotus* grupo *hufelandi* porque la presencia de poros en la cutícula, el tipo de aparato bucofaríngeo y la forma de las diplouñas hacen que sea fácil identificarlas. Se han encontrado este tipo de ejemplares en muestras de MRP, LRP, LTP, HP, MRO, LRO y HO.

Un problema similar lo han presentado 6 ejemplares de *Macrobiotus* grupo *richtersi*. Al igual que con el grupo *hufelandi*, es fácil asignar estos individuos al grupo *richtersi* por su cutícula lisa y la forma de las diplouñas y el aparato bucofaríngeo, pero la mezcla de características de varias de las especies del grupo en los ejemplares, la difícil asignación de ciertas características a unas u otras especies y/o la ausencia de huevos en muchas de las muestras, han hecho imposible la determinación específica de estos ejemplares. Estos individuos se han encontrado en HP y MRO.

Ciento cincuenta y cinco de las exuvias encontradas no se han podido asignar más que a la familia a la que pertenecían, determinándose por la forma y tamaño de las uñas. Estas exuvias pertenecían a las familias Hypsibiidae, Macrobiotidae y Milnesiidae. Se han encontrado 57 exuvias de Hypsibiidae en muestras de MRP, MTP, LTP, HP, MRO, LRO y HO. En total han aparecido 193 huevos dentro de exuvias de Hypsibiidae, en número de 2 a 13 huevos por exuvia, en muestras de MRP, MRO, HP y HO.

Setenta y tres de las exuvias halladas eran de la familia Macrobiotidae y se han encontrado en muestras de MRP, MTP, HP, MRO y HO. Sólo se han localizado 7 huevos dentro de una exuvia, que no se han podido identificar, puesto que si todavía permanecían en el interior de la exuvia era por estar aún en formación (son huevos que suelen ponerse libres, no dentro de la exuvia) y, por ello, no presentan todas las características necesarias para su identificación.

Han aparecido un total de 25 exuvias asignables a la familia Milnesiidae. Las exuvias de Milnesiidae han aparecido en todos los hábitats y sustratos y en las dos épocas del año, salvo en musgo de tronco. Se han hallado 107 huevos dentro de algunas de esas exuvias, en número de 1 a 9 huevos por exuvia. Se han encontrado en muestras de MRP, LRP, HP, MRO, LRO, LTO y HO.

Finalmente, se han encontrado 224 exuvias que se han podido asignar a *Macrobiotus* grupo *hufelandi* o a *Macrobiotus* grupo *richtersi*, ya que eran exuvias con la cutícula y las uñas características de estos grupos, y sólo había especies de estos grupos en las muestras.

Las exuvias de *Macrobiotus* grupo *hufelandi* se encontraron en muestras de todos los hábitats y sustratos estudiados en ambas épocas del año. No se han encontrado huevos de este grupo, puesto que normalmente los ponen libres, no dentro de la exuvia.

Las exuvias de *Macrobiotus* grupo *richtersi* se reconocen porque tienen a cutícula lisa y diplouñas de tipo *Macrobiotus* y porque, como se ha indicado, había especies de este grupo presentes en la muestra. Aparecieron en HP, MRO, MTO y HO. No se han encontrado huevos dentro de las exuvias, porque en este grupo se suelen poner libres y no dentro de las exuvias como en el caso anterior.

5.4.- APROXIMACIÓN A LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS Y FENÉTICAS EN TARDIGRADA

Los resultados obtenidos acerca de las relaciones filogenéticas y fenéticas de los tardígrados van a presentarse según los 3 niveles de estudio previamente descritos: familias del *phylum* Tardigrada, géneros de la clase Eutardigrada y especies ibéricas de dicha clase. El objetivo es comprobar en cada grupo taxonómico si los resultados de unos u otros análisis se corresponden con las clasificaciones actuales, comparar las relaciones obtenidas según los distintos algoritmos utilizados, así como determinar la bondad de esos resultados para determinar o verificar la existencia de grupos monofiléticos y sus relaciones.

5.4.1.- Familias del *phylum* Tardigrada

Los análisis, filogenéticos y fenéticos, de las familias de Tardigrada se han realizado con la matriz de datos que aparece en la Tabla 5.4.1. Hemos analizado las 18 familias del *phylum* Tardigrada: 7 de la clase Eutardigrada, 1 de la clase Mesotardigrada y 10 de la clase Heterotardigrada (Tabla 4.6.1). Los 13 caracteres estudiados, todos ellos morfológicos (pertenecientes a cuatro grupos de estructuras de los tardígrados: superficie del cuerpo, órganos sensoriales, uñas y aparato bucofaríngeo), y sus estados correspondientes se presentaron en la Tabla 4.6.4.

Tabla 5.4.1: Matriz de datos de las Familias de Tardigrada utilizada en los análisis filogenéticos y fenéticos. Los dos primeros taxones son los empleados como grupos externos: todos los OUT 0 y el fósil Cámbrico (Fósil Cámbrico). Los 13 caracteres se especifican en la Tabla 4.6.4. ? = missing data.

Caracteres →	0 1 2 3												
Familias ↓	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	1
OUT 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fósil Cámbrico	?	0	1	?	1	0	0	1	0	1	0	?	1
Milnesiidae	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	2	1	1
Macrobiotidae	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3	1	1
Necopinidae	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1
Hypsibiidae	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	4	1	1
Calohypsibiidae	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	3	0	1
Microhypsibiidae	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	3	1	1
Eohypsibiidae	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	3	1	1
Stygarctidae	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0
Coronarctidae	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0
Archechiniscidae	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0
Halechiniscidae	0	1	1	1	1	0	0	2	0	0	1	0	0
Batillipidae	0	1	1	1	1	0	0	3	0	0	1	0	0
Renaudarctidae	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0
Echiniscidae	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
Carphanidae	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
Echiniscoididae	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
Oreellidae	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
Thermozodea	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1

El análisis de compatibilidad de los caracteres, realizado con el programa CLINCH, ha dado como resultado 4 *cliques* de 9 caracteres compatibles entre sí cada uno (Tabla 5.4.2). La proporción de caracteres que forman parte de los *cliques*, 9/13, es muy elevado. De hecho, el índice propuesto por Meacham y Estabrook (1985), entre el número de caracteres compatibles y el total de caracteres analizados, aquí es 0,70, es decir, los caracteres de la matriz tienen una elevada consistencia interna. Los caracteres 3, 6, 7, 9, 10, 12 y 13 están en todos los *cliques*; además, los caracteres 7, 9 y 12 son compatibles con todos los caracteres (Tabla 5.4.3), y el carácter 11 no está en ningún *clique* y es incompatible con tres caracteres, el 6, el 10 y el 12, siendo el que presenta un

Tabla 5.4.2: Cliques obtenidos en el análisis de compatibilidad con las distintas matrices. La numeración de los caracteres es la empleada en las Tablas 4.6.4 y 4.6.5. EUT = clase Eutardigrada

MATRICES	CLIQUE: CARACTERES
Familias	Clique 1: 3 4 6 7 8 9 10 12 13
	Clique 2: 2 3 4 6 7 9 10 12 13
	Clique 3: 1 3 4 6 7 9 10 12 13
	Clique 4: 3 5 6 7 8 9 10 12 13
Géneros EUT	Clique 1: 5 6 7 8 11 19 22 23 24 25 27 29 30 31 32 33 34 35 36
	Clique 2: 5 6 7 8 11 13 19 22 23 24 25 27 29 30 31 33 34 35 36
	Clique 3: 5 6 7 8 11 15 19 22 23 24 25 26 27 29 30 31 34 35 36
	Clique 4: 5 6 7 8 11 14 15 19 22 23 24 25 27 29 30 31 34 35 36
	Clique 5: 4 5 6 7 8 11 13 19 22 23 24 25 27 29 30 31 34 35 36
	Clique 6: 5 6 7 8 11 14 16 19 22 23 24 25 27 29 30 31 34 35 36
	Clique 7: 5 6 7 8 10 11 19 22 24 25 27 29 30 31 32 33 34 35 36
	Clique 8: 5 6 7 8 10 11 13 19 22 24 25 27 29 30 31 33 34 35 36
	Clique 9: 5 6 7 8 10 11 15 19 22 24 25 26 27 29 30 31 34 35 36
	Clique 10: 4 5 6 7 8 10 11 13 19 22 24 25 27 29 30 31 34 35 36
	Clique 11: 3 5 6 7 8 11 19 22 24 25 27 29 30 31 32 33 34 35 36
	Clique 12: 5 6 7 8 11 12 15 19 22 24 25 26 27 29 30 31 34 35 36
	Clique 13: 4 5 6 7 8 11 12 13 19 22 24 25 27 29 30 31 34 35 36
	Clique 14: 5 7 8 9 11 19 22 23 24 25 27 29 30 31 32 33 34 35 36
	Clique 15: 5 7 8 9 11 13 19 22 23 24 25 27 29 30 31 33 34 35 36
	Clique 16: 5 7 8 9 11 15 19 22 23 24 25 26 27 29 30 31 33 34 36
	Clique 17: 5 7 8 9 11 14 15 19 22 23 24 25 27 29 30 31 33 34 36
	Clique 18: 4 5 7 8 9 11 13 19 22 23 24 25 27 29 30 31 33 34 36
	Clique 19: 5 7 8 9 11 14 16 19 22 23 24 25 27 29 30 31 33 34 36
	Clique 20: 5 7 8 9 10 11 19 22 23 24 25 27 29 30 31 32 33 34 36
	Clique 21: 5 7 8 9 10 11 13 19 22 23 24 25 27 29 30 31 33 34 36
	Clique 22: 5 7 8 9 10 11 15 19 22 23 24 25 26 27 29 30 31 34 36
	Clique 23: 4 5 7 8 9 10 11 13 19 22 23 24 25 27 29 30 31 34 36
	Clique 24: 3 5 7 8 9 11 19 22 23 24 25 27 29 30 31 32 33 34 36
	Clique 25: 5 7 8 9 11 12 15 19 22 23 24 25 26 27 29 30 31 34 36
	Clique 26: 4 5 7 8 9 11 12 13 19 22 23 24 25 27 29 30 31 34 36
	Clique 27: 5 6 7 8 11 19 21 23 24 25 27 29 30 31 32 33 34 35 36
	Clique 28: 5 6 7 8 11 15 19 21 23 24 25 26 27 29 30 31 34 35 36
	Clique 29: 5 7 8 9 11 19 21 23 24 25 27 29 30 31 32 33 34 35 36
	Clique 30: 5 7 8 9 11 15 19 21 23 24 25 26 27 29 30 31 34 35 36
	Clique 31: 5 6 7 8 11 19 22 23 24 25 27 29 30 31 32 33 34 35 36
	Clique 32: 5 6 7 8 11 15 19 22 23 24 25 26 27 29 30 31 34 35 36
	Clique 33: 5 7 8 9 11 19 22 23 24 25 27 29 30 31 32 33 34 35 36
	Clique 34: 5 7 8 9 11 15 19 22 23 24 25 26 27 29 30 31 34 35 36

mayor número de estados (Tabla 4.6.4). Los caracteres que son compatibles con todos (ausencia de homoplasia) hacen referencia a las uñas (Tabla 4.6.4). Los caracteres que están en todos los *cliques* son los de los órganos sensoriales, las uñas y el aparato bucofaríngeo (Tabla 4.6.4). El carácter 1 es incompatible con el 2, 5 y 8, el carácter 2 además lo es con el 8, el 4 es incompatible con el 5 y el 11 es incompatible con el 10, 12 y 13 (Tabla 5.4.3). Todos estos caracteres, que pueden o no aparecer en los *cliques* (Tabla 5.4.3), pertenecen a estructuras de la superficie del cuerpo, los órganos sensoriales y las uñas, pero no son del aparato bucofaríngeo (Tabla 4.6.4 y 5.4.2).

El análisis cladístico con la matriz de datos de las familias, tanto con el grupo externo OUT 0 como con el Fósil Cámbrico, se han realizado con el algoritmo exacto *branch-and-bound*. En la Tabla 5.4.4 se presentan los valores de la longitud (L), el índice de consistencia (IC) y el índice de retención (IR) para ambos análisis, así como el número de árboles igualmente parsimoniosos obtenido. El estudio con el Fósil Cámbrico como grupo externo, además de dar árboles más cortos (L=22), tiene un IC (0,73) y un IR (0,91) mayores que cuando se trabaja con el grupo externo OUT 0 (Tabla 5.4.4). Al comparar los resultados obtenidos mediante *branch-and-bound* con los de Ratchet (Tabla 5.4.4), se observa que, aunque los árboles sean igualmente parsimoniosos (cor-

tos), los índices IC e IR son mayores en el análisis *branch-and-bound* (Tabla 5.4.4). Esto implica que los resultados con *branch-and-bound* son menos homoplásicos y con mayor ajuste entre los datos y los cladogramas que los obtenidos con Ratchet.

Tabla 5.4.4: Resultado de la longitud (L), el índice de consistencia (IC) y el índice de retención (IR) de los árboles más parsimoniosos, así como el número de árboles igualmente parsimoniosos (No) o número de árboles igualmente parsimoniosos en los que se estabiliza la topología (No'), obtenidos con la metodología cladística: análisis heurísticos y de simplicidad de Ratchet. En Matrices se indica el grupo taxonómico estudiados (Familias, Géneros EUT, de Eutardigrada, y Especies EUT, de Eutardigrada) y el grupo externo utilizado en cada caso: OUT 0, con todos los estados cero para todos los caracteres, el fósil Cámbrico, el fósil de *Milnesium swolenski* (Fósil *Milnesium*) y el género *Thermozodium*. * El análisis no ha sido heurístico, ha sido un análisis exacto, *Branch-and-Bound*.

MATRICES	HEURISTICO				RACHET			
	L	IC	IR	No	L	IC	IR	No'
Familias OUT 0*	24	0,67	0,88	52	24	0,66	0,88	3
Familias Fósil Cámbrico*	22	0,73	0,91	16	22	0,72	0,90	1
Géneros EUT OUT 0	160	0,57	0,75	400.000	135	0,47	0,74	22.079
Géneros EUT Fósil Cámbrico	159	0,58	0,75	400.000	134	0,47	0,75	27.155
Géneros EUT Fósil <i>Milnesium</i>	156	0,58	0,76	400.000	131	0,48	0,76	2.679
Géneros EUT <i>Thermozodium</i>	161	0,57	0,75	400.000	136	0,48	0,75	22.260
Especies EUT OUT 0	232	0,60	0,87	300.000	207	0,54	0,86	160.209
Especies EUT Fósil <i>Milnesium</i>	231	0,60	0,87	300.000	205	0,55	0,86	73.400
Especies EUT <i>Thermozodium</i>	235	0,59	0,86	300.000	209	0,54	0,86	110.736

Las Figuras 5.4.1 y 5.4.2 representan el consenso estricto y *majority rule*, respectivamente, obtenidos a partir del análisis filogenético exacto con las familias de Tardigrada y el Fósil Cámbrico como grupo externo. (Se va a trabajar con los árboles consenso, ya que en muchos de los análisis hay más de 200.000 cladogramas igualmente parsimoniosos por análisis (Tabla 5.4.4), pero siempre teniendo en cuenta que un árbol consenso es la representación de la información coincidente, exclusiva (consenso estricto) o parcialmente (consenso *majority rule*), que contienen los cladogramas). Tanto el consenso estricto como el *majority rule*, empleando el Fósil Cámbrico como grupo externo, coincide en la presencia de tres clados que se corresponden con las tres clases del *phylum* Tardigrada: Heterotardigrada, Mesotardigrada y Eutardigrada, y que están relativamente bien soportados por los datos, como corrobora el análisis *bootstrap* realizado (Figura 5.4.2). Un estudio pormenorizado de las tres clases en los cladogramas sugiere que estos clados están definidos por los siguientes caracteres:

- Clase Heterotardigrada: presencia de cirro lateral A, aparato bucofaríngeo tipo Heterotardigrada y uñas independientes en las patas.
- Clase Mesotardigrada: presencia de cirro lateral A, aparato bucofaríngeo tipo Eutardigrada y uñas independientes en las patas.
- Clase Eutardigrada: ausencia de cirro lateral A, presencia de aparato bucofaríngeo tipo Eutardigrada y diplouñas en las patas, formadas por una rama principal y otra secundaria.

En ambos árboles consenso (Figuras 5.4.1 y 5.4.2) la clase Mesotardigrada aparece como grupo hermano de Heterotardigrada. Dentro de la clase Heterotardigrada sólo se reconoce como grupo monofilético al orden Echiniscoidea, mientras que el orden Arthrotardigrada aparece separado en dos grupos que, además, no son hermanos (Figuras 5.4.1 y 5.4.2). Dentro de la clase Heterotardigrada se diferencian tres líneas evolutivas según donde se sitúen las uñas. Un primer grupo las tendría directamente sobre la pata (Stygartidae y Coronartidae, [1]) mientras que los otros dos grupos las

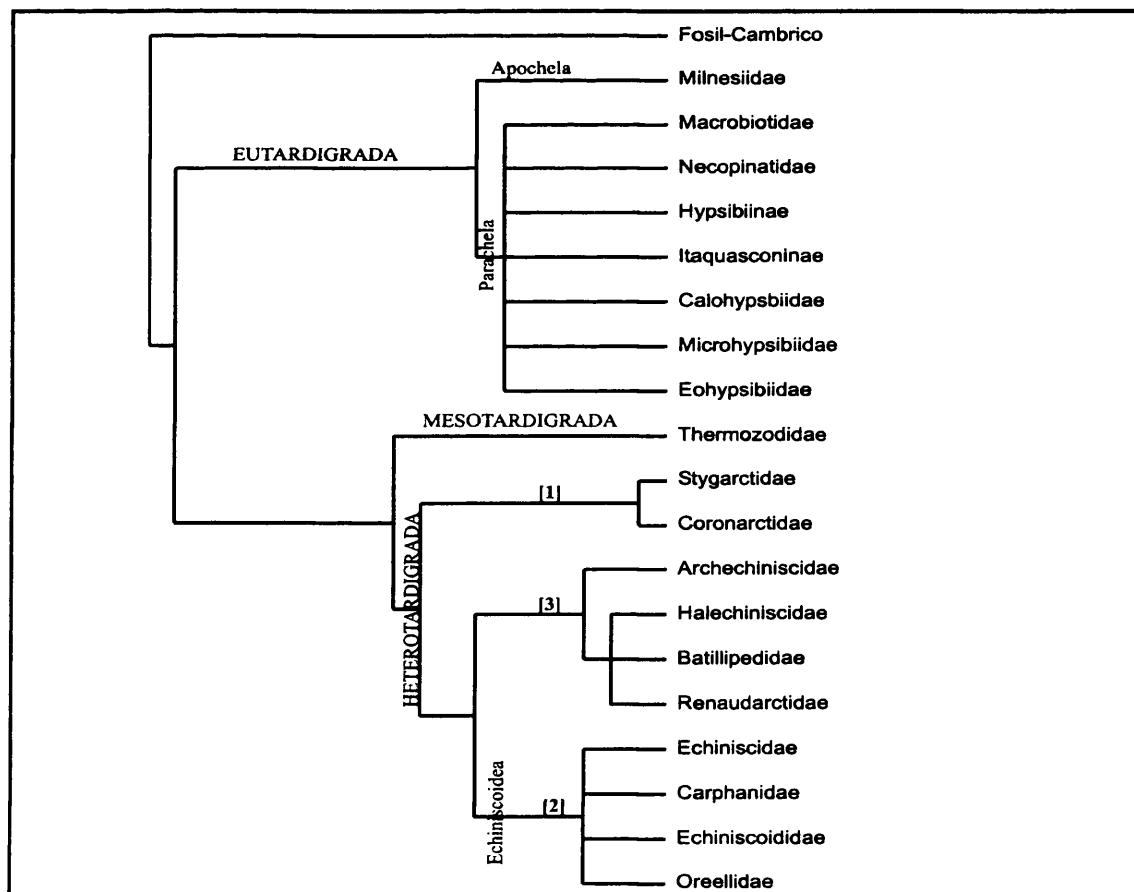


Figura 5.4.1: Árboles consenso estricto de las familias del *phylum* Tardigrada con el Fósil Cámbrico como grupo externo, obtenido del análisis *branch-and-bound*. Se indican las clases (mayúsculas) y los órdenes (minúsculas).

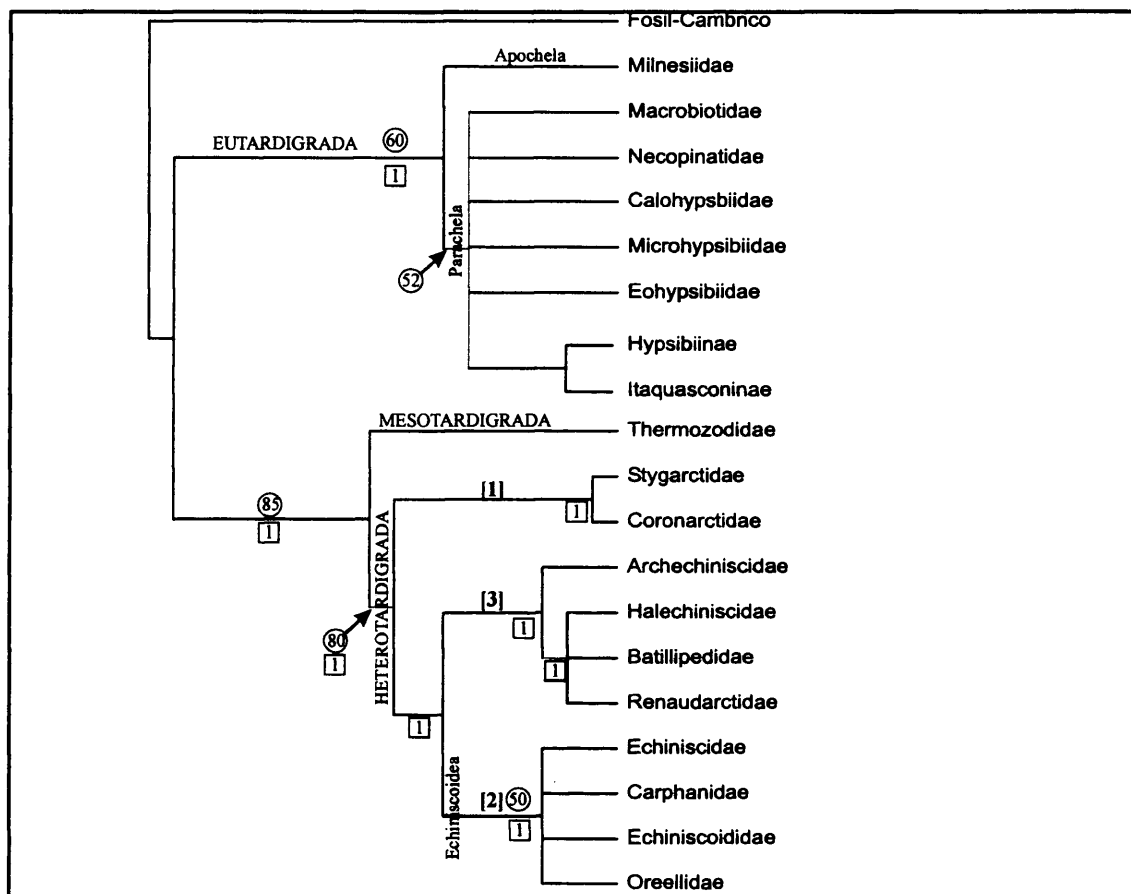


Figura 5.4.2: Árbol consenso *majority rule* de las familias del *phylum* Tardigrada con el Fósil Cámbrico como grupo externo, obtenido del análisis *branch-and-bound*. Se indican las clases (mayúsculas) y los órdenes (minúsculas). Los números dentro de círculos indica el soporte de los clados según el análisis *bootstrap* y los que están dentro de un cuadrado el apoyo de Bremer.

tendrían sobre algún tipo de estructura, bien sobre papilas (orden Echiniscoidea: Echiniscidae, Carphanidae, Echiniscoididae y Oreellidae; [2]), o bien sobre dígitos (Archechiniscidae, Renaudarctidae, Halechiniscidae y Batillipedidae; [3]) (Figuras 5.4.1 y 5.4.2). Por otro lado, dentro de la clase Eutardigrada se distinguirían dos líneas, aquella con las ramas principal y secundaria de cada diplouña separadas y con papilas cefálicas (orden Apocheila, familia Milnesiidae) y aquella en las que las ramas principal y secundaria de cada diplouña están en contacto y no presentan papilas (orden Paracheila, formado por el resto de las familias de Eutardigrada). Sin embargo, los resultados por debajo de la categoría taxonómica de clase no se corroboran con el análisis *bootstrap* (Figura 5.4.2).

Las Figuras 5.4.3 y 5.4.4 son el consenso estricto y *majority rule*, respectivamente, del mismo análisis pero con OUT 0 como grupo externo. Estos resultados coinciden parcialmente con los anteriores. Sí se confirma la monofilia de las tres clases de

Tardigrada, la cercanía de la clase Mesotardigrada y Heterotardigrada, y la presencia de tres líneas dentro de Heterotardigrada: un clado con las uñas sobre las patas (1), otro grupo con las uñas sobre papilas (2) y un tercer grupo con las uñas sobre dígitos (3) (Figuras 5.4.3 y 5.4.4). Las diferencias aparecen dentro de la clase Eutardigrada, donde no se observa la monofilia de los dos órdenes de esta clase; además, el tipo de relación entre las familias discrepa con los resultados utilizando el Fósil Cámbrico, e, incluso, entre el árbol consenso y el *majority rule* obtenido con el OUT 0. Este último caso el análisis *bootstrap* apoya con tan sólo un 67% la monofilia de la clase Eutardigrada (Figura 5.4.4), con el Fósil Cámbrico el apoyo es de un 60% (Figura 5.4.2), Mesotardigrada sería su grupo hermano y no se resuelven las relaciones internas de la clase Heterotardigrada.

Los resultados con el análisis de simplicidad de Ratchet se resumen en dos árboles consenso, estricto y *majority rule*, contruidos a partir de los cladogramas más cortos e igualmente parsimoniosos después del análisis de 10.000 repeticiones. En la Tabla 5.4.4

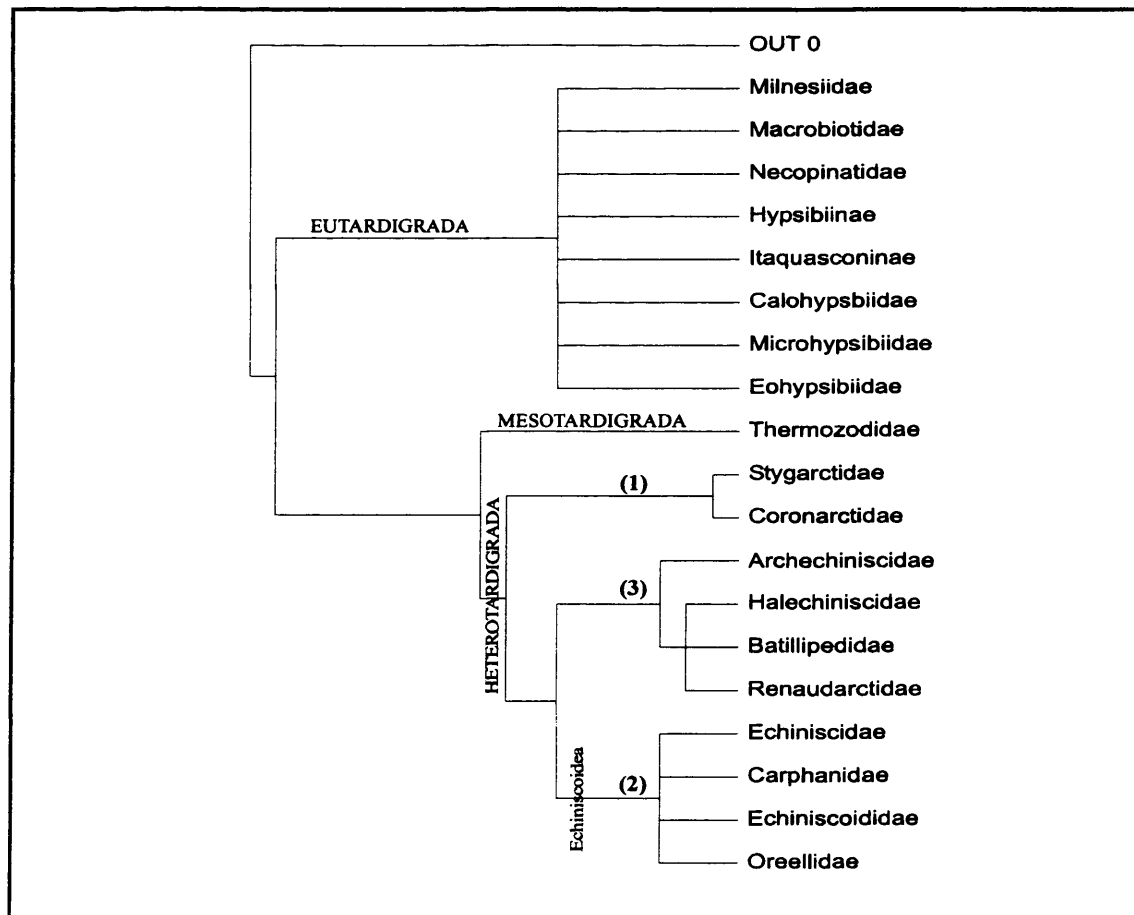


Figura 5.4.3: Árbol consenso estricto de las familias del *phylum* Tardigrada con OUT 0 como grupo externo, obtenido del análisis *branch-and-bound*. Se indican las clases(mayúsculas) y los órdenes (minúsculas).

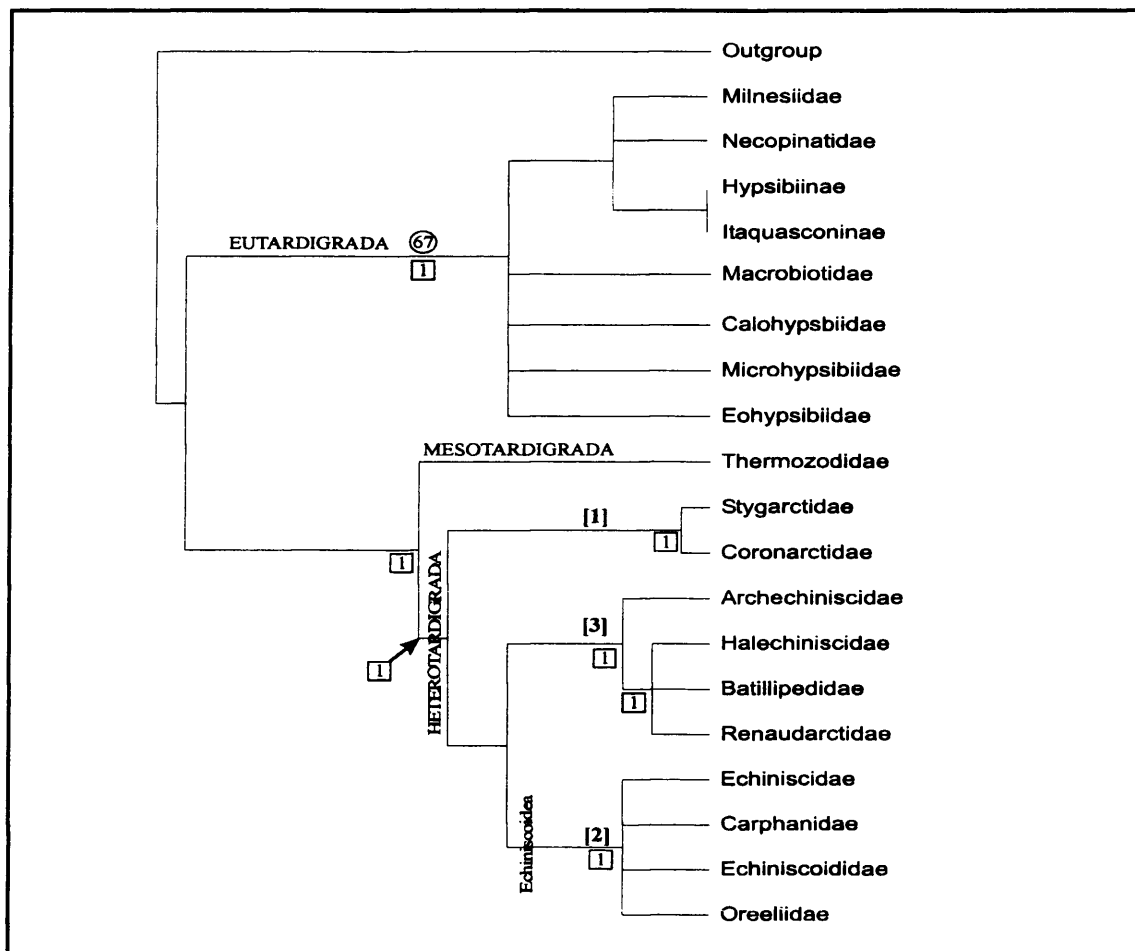


Figura 5.4.4: Árbol consenso *majority rule* de las familias del *phylum* Tardigrada con OUT 0 como grupo externo, obtenido del análisis *branch-and-bound*. Se indican las clases (mayúsculas) y los órdenes (minúsculas). Los números dentro de círculos indican el soporte de los clados según el análisis *bootstrap* y los que están dentro de un cuadrado el apoyo de Bremer.

se puede observar que la longitud y los índices son similares a los obtenidos con *branch-and-bound*, pero que en Ratchet ha disminuido claramente el número de árboles igualmente parsimoniosos, debido a las particularidades de este tipo de análisis. Como ocurría en el análisis *branch-and-bound* los cladogramas obtenidos con Ratchet al utilizar como grupo externo el Fósil Cámbrico son más cortos, y con mayor IR e IC, lo que supone menor homoplasia y mayor ajuste con los datos. En la Figura 5.4.5 se presenta el único cladograma obtenido con el análisis Ratchet con la matriz de las familias con el Fósil Cámbrico como grupo externo (en este caso, por haber un sólo árbol más parsimonioso no se ha necesitado construir los árboles consenso), y en las Figuras 4.5.6 y 5.4.7 se presentan los consensos, estricto y *majority rule*, para el análisis Ratchet con la matriz de las familias y OUT 0 como grupo externo. Los resultados de Ratchet con el Fósil

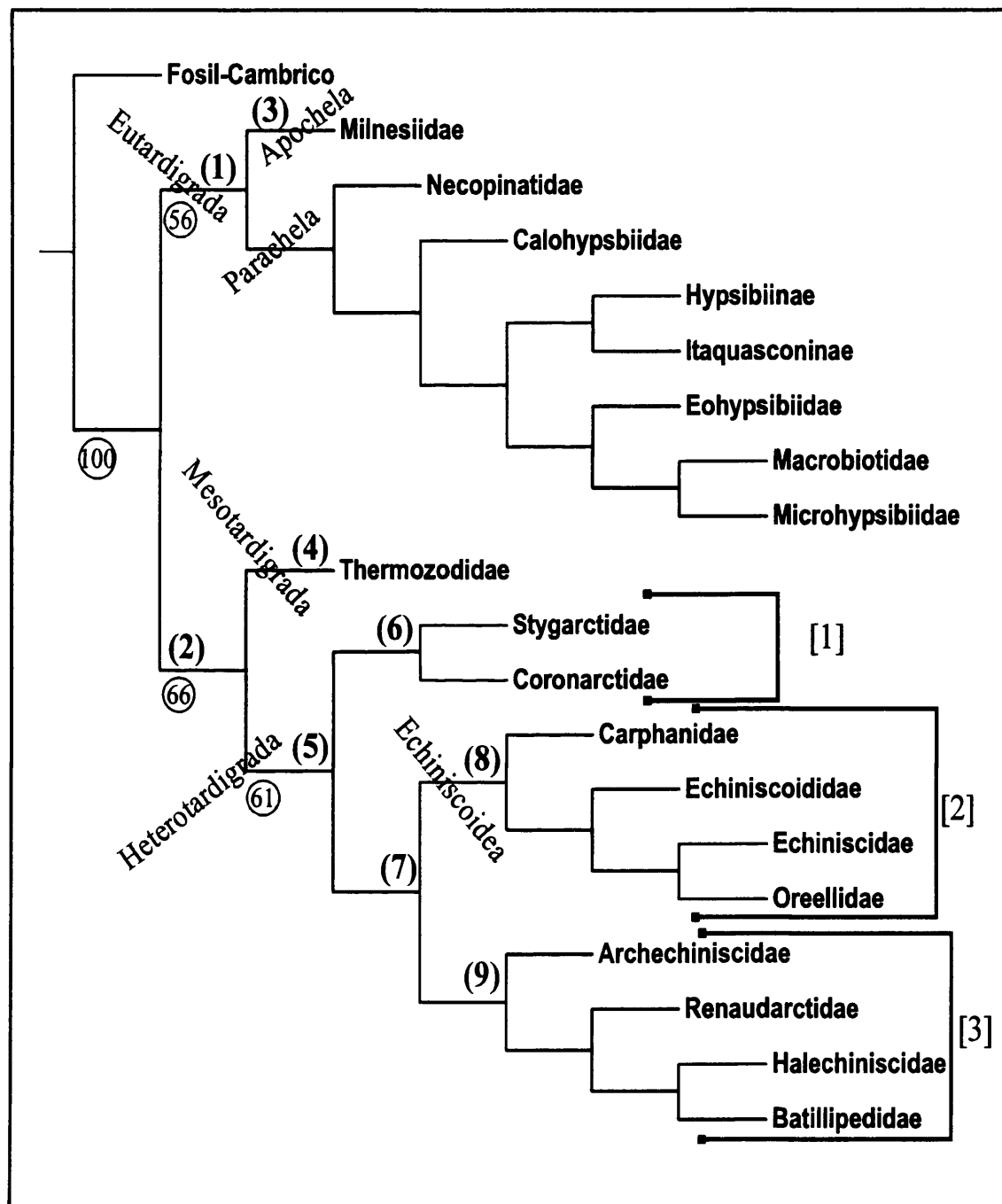


Figura 5.4.5: Árbol de las familias del *phylum* Tardigrada con el Fósil Cámbrico como grupo externo, obtenido con el análisis de simplicidad de Ratchet. Se indican las clases y los órdenes. Los números dentro de un círculo indican el soporte de los clados según el análisis *bootstrap*. Los números entre paréntesis en los nodos indican las características que definen esos clados; se corresponden a: (1) diplouñas en las patas; (2) uñas independientes en cada pata y cirro lateral A; (3) ramas de las diplouñas no conectadas y con papilas cefálicas; (4) aparato bucofaringeo tipo Eutardigrada (convergencia); (5) con *clavae* y aparato bucofaringeo tipo Heterotardigrada; (6) uñas directamente sobre la pata; (7) uñas sobre alguna estructura; (8) uñas sobre papilas; y (9) uñas sobre dígitos.

ciden ni con los resultados obtenidos con el Fósil Cámbrico, ni entre los consensos estricto y *majority rule* con OUT 0 (Figuras 5.4.5, 5.4.6 y 5.4.7, respectivamente), de hecho ni siquiera se confirma la monofilia de los dos órdenes de Eutardigrada (Apochela y Parachela). Los resultados obtenidos con la simplicidad Ratchet utilizando OUT 0 están apoyados por el análisis *bootstrap* (Figura 5.4.7).

En las Figuras 5.4.8 y 5.4.9 se han representado las gráficas de los valores de verosimilitud (tomando su logaritmo; *log likelihood*) frente al número de generaciones (que permite saber a partir de qué árbol se estabilizan los resultados, determinando entonces los árboles con los que se construirá el árbol consenso) obtenidas con MrBayes, para el

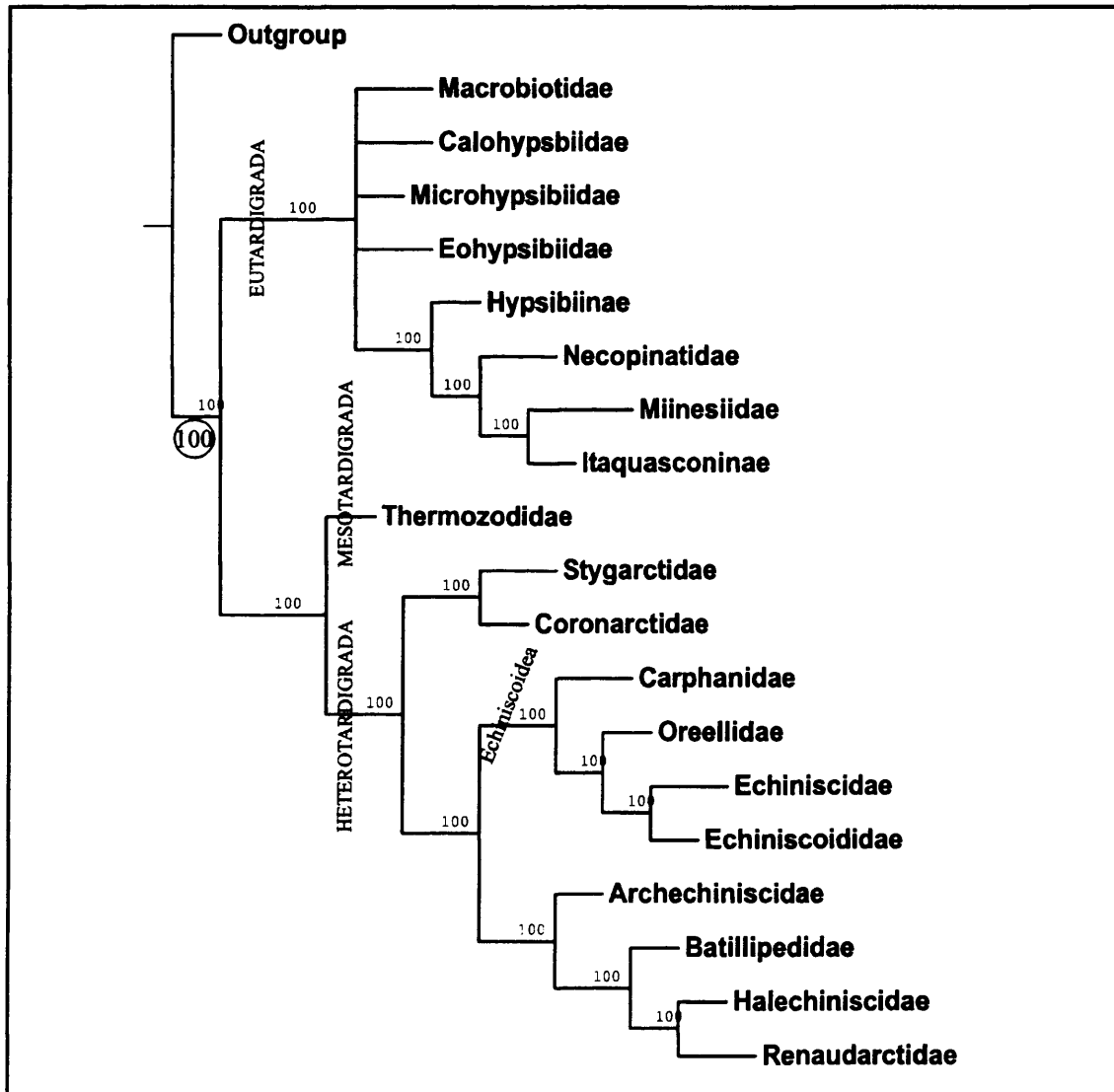


Figura 5.4.7: Árbol consenso *majority rule* de las familias del *phylum* Tardigrada con OUT 0 como grupo externo, obtenido del análisis de simplicidad de Ratchet. Se indican las clases (mayúsculas) y los órdenes (minúsculas). Los números dentro de un círculo indican el apoyo a los clados según el análisis de *bootstrap*.

análisis con las familias de Tardigrada y el Fósil Cámbrico o OUT 0, respectivamente, como grupo externo. En el primer caso se trabaja con 4.999.000 árboles y en el segundo con 4.900.000. En el consenso *majority rule* con el Fósil Cámbrico como grupo externo se vuelve a confirmar la monofilia de las tres clases de Tardigrada, así como la cercanía de las clases Heterotardigrada y Mesotardigrada, la monofilia del orden Echiniscoides de Heterotardigrada y de los órdenes Apochela y Parachela de Eutardigrada (Figura 5.4.10). Sin embargo, parte de estos resultados no se ven soportados por probabilidades *a posteriori* significativas (Figura 5.4.10). Tampoco se confirman las tres líneas evolutivas observadas dentro de Heterotardigrada en los resultados exactos. El consenso *majority rule* obtenido con MrBayes para la matriz de las familias con OUT 0 como grupo externo, es poco resolutivo, salvo la monofilia altamente apoyada de la clase Eutardigrada (Figura 5.4.11).

A continuación se describe brevemente la evolución de los caracteres en el árbol consenso más parsimonioso, el obtenido con el análisis *branch-and-bound* y con el Fósil Cámbrico como grupo externo, y en los árboles consenso obtenidos con el análisis Bayesiano y con el Fósil

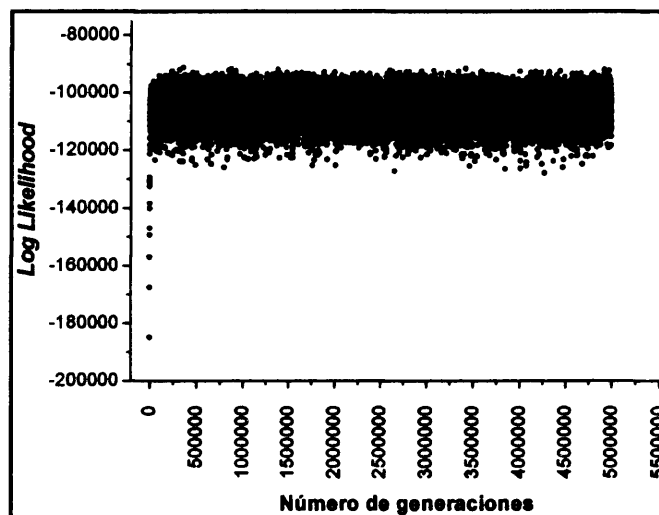


Figura 5.4.8: Gráfica de los valores de verosimilitud (tomando su logaritmo; *log likelihood*) frente al número de generaciones, obtenidas con el análisis bayesiano de las familias de Tardigrada con el Fósil Cámbrico como grupo externo.

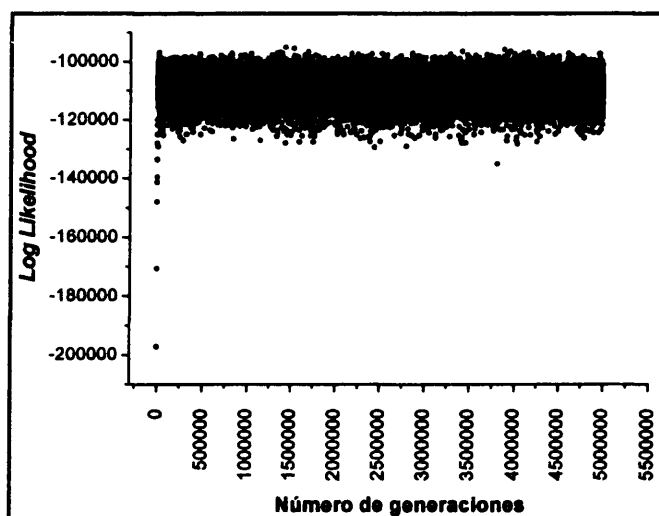


Figura 5.4.9: Gráfica de los valores de verosimilitud (tomando su logaritmo; *log likelihood*) frente al número de generaciones, obtenidas con el análisis bayesiano de las familias de Tardigrada con el OUT 0 como grupo externo.

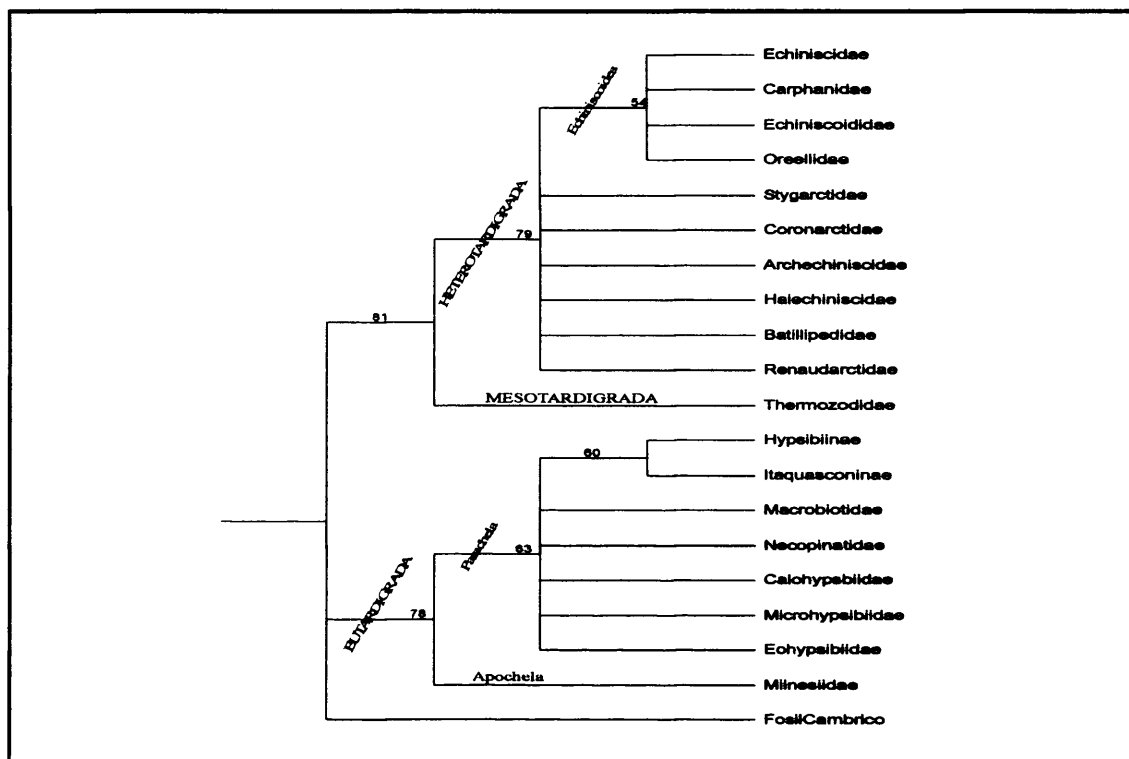


Figura 5.4.10: Árbol consenso *majority rule* de las familias del *phylum* Tardigrada con el Fósil Cámbrico como grupo externo, obtenido del análisis bayesiano. Se indican las clases (mayúsculas) y los órdenes (minúsculas).

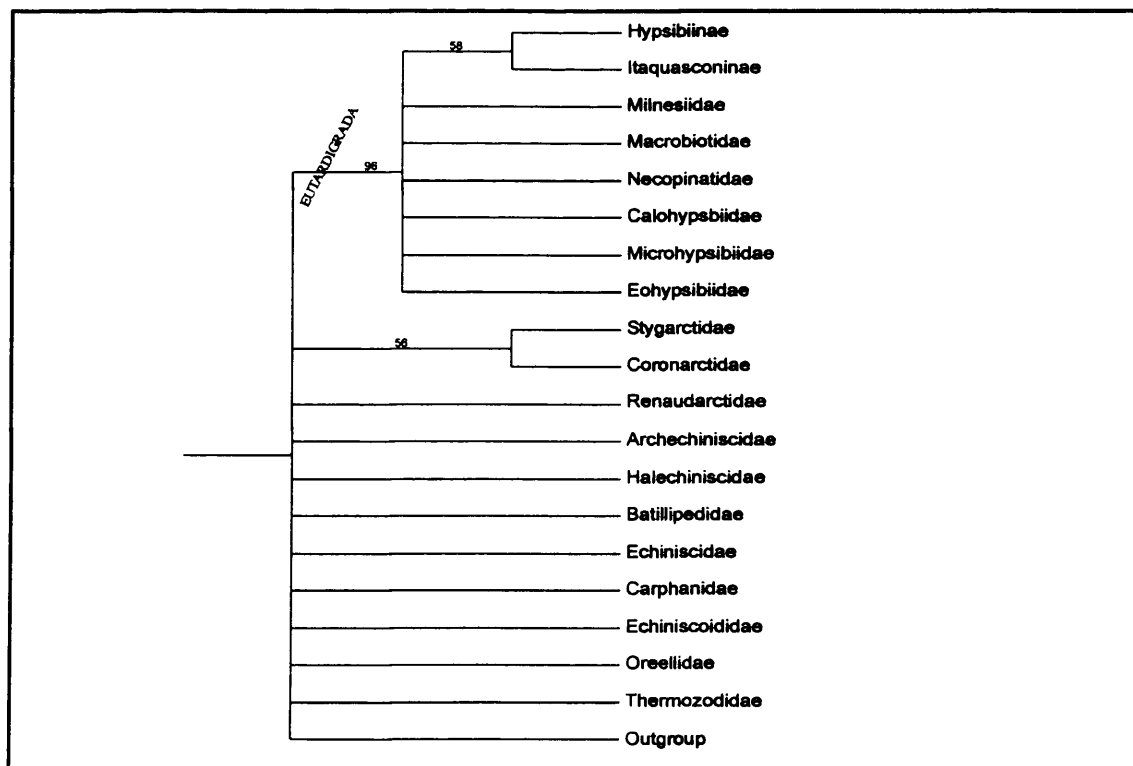


Figura 5.4.11: Árbol consenso *majority rule* de las familias del *phylum* Tardigrada con OUT 0 como grupo externo, obtenido del análisis bayesiano. Se indican las clases (mayúsculas).

Cámbrico como grupo externo. El carácter que se refiere a la superficie del cuerpo (carácter 1; Tabla 4.6.4) es homoplásico, al presentar el mismo estado en tres de las familias de la clase Heterotardigrada (Stygartidae, Echiniscidae y Renaudarctidae), pertenecientes a tres linajes distintos (Figura 5.4.2). También presentan homoplasia (caracteres 3, 11 y 13; Tabla 4.6.4): el cirro mediano, el tipo de conexión entre las ramas (carácter incompatible según el análisis de compatibilidad) y el tipo de aparato bucofaríngeo (Tabla 5.4.1). Presentan reversiones los caracteres 4 y 12 (Tabla 4.6.4): presencia de *clavae* y ausencia de tramo común en las uñas (Tabla 5.4.1). Finalmente, los caracteres 3, 6, 7, 8 y 9 (Tabla 4.6.4) son los que discriminan los distintos grupos monofiléticos, y son: el cirro lateral A, la ubicación de las uñas directamente sobre las patas, sobre papilas o sobre dígitos y la presencia de uñas simétricas o asimétricas. Los caracteres homoplásicos 1, 2, 4, 12 y 13, y el 10 presente en el grupo externo y en un taxón del grupo interno, son los que presentan algunas incompatibilidades con otros caracteres y pueden no aparecer en los *cliques* obtenidos con el análisis de compatibilidad (Tablas 5.4.2 y 5.4.3).

Los árboles obtenidos con el análisis *neighbour joining* (NJ) utilizando los dos grupos externos (Figuras 5.4.12 y 5.4.13), muestran agrupaciones diferentes: la que incluye al Fósil Cámbrico es similar a la obtenida con *branch-and-bound* con el mismo grupo externo (Figuras 5.4.1 y 5.4.2); es decir, confirma que las tres clases de Tardigrada forman grupos independientes, que Mesotardigrada es más parecido a Heterotardigrada, que dentro de Heterotardigrada se diferencian tres grupos (uno con los taxones que tienen las uñas sobre las patas directamente, otro con lo que las tienen sobre papilas y un tercer con los que las presentan sobre dígitos), que las familias del orden Echiniscidae (Heterotardigrada) forman un grupo, así como las familias de los órdenes Apochela y Parachela (Eutardigrada), aunque hay una diferencia destacable en la posición de Mesotardigrada cuando el grupo externo es OUT 0. El análisis *bootstrap*-NJ (Figura 5.4.12) sólo verifica la presencia de tres grupos que se corresponden a las tres clases del *phylum*. Los resultados con OUT 0 (Figura 5.4.13) coinciden, casi por completo, con los del Fósil Cámbrico (Figura 5.4.12) en cuanto a las agrupaciones dentro de Eutardigrada, y respecto a las tres clases de Tardigrada. Sin embargo, presenta a Mesotardigrada como más parecida a Eutardigrada que a Heterotardigrada y dentro de Heterotardigrada no define tres grupos sino dos, que se corresponden con los dos órdenes de la clase, Arthrotardigrada (Halechiniscidae, Batillipedidae, Renaudarctidae, Stygarctidae, Coronarctidae y Archechiniscidae) y Echiniscoidea (Echiniscoididae, Oreellidae,

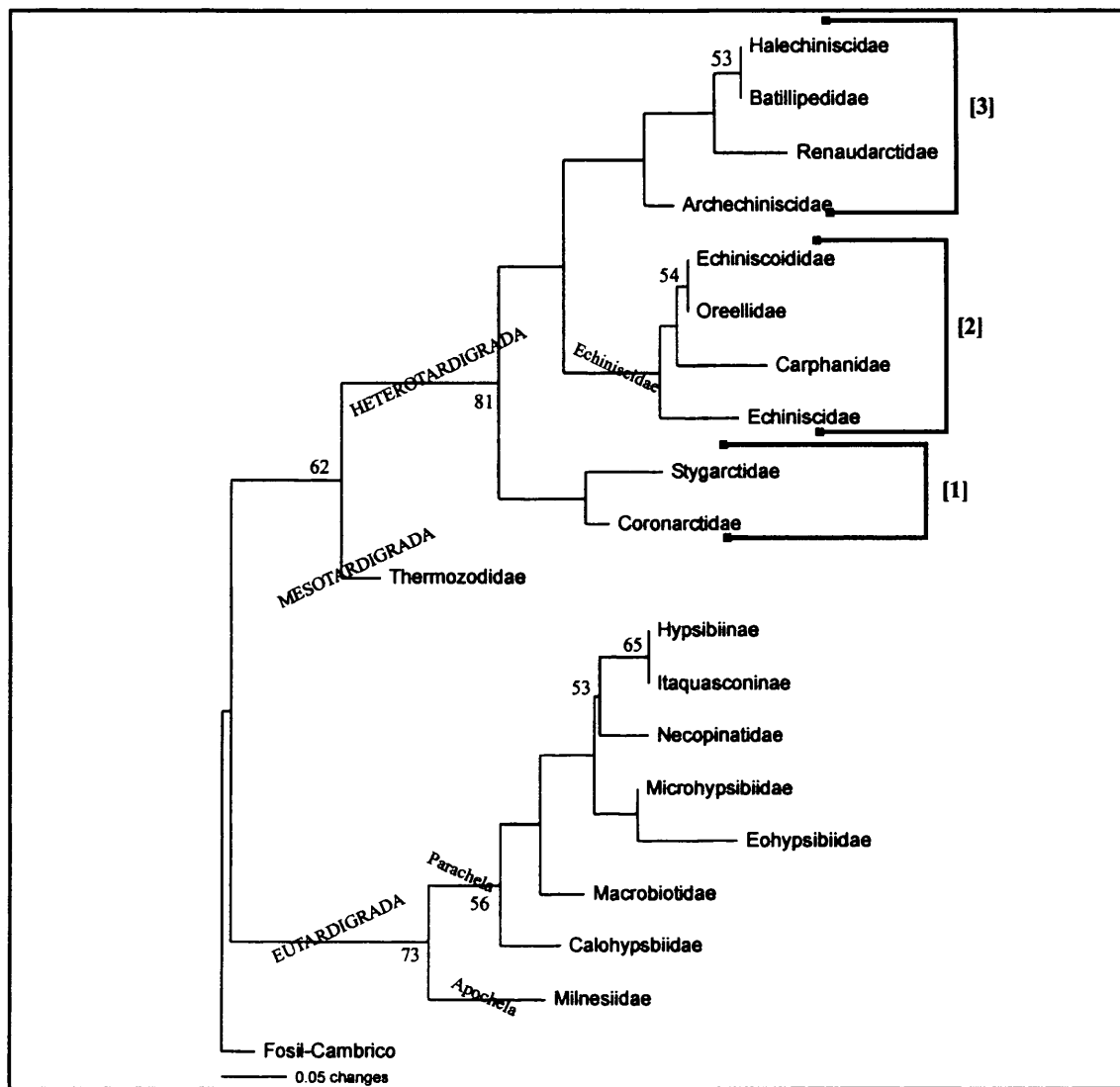


Figura 5.4.12: Árbol obtenido con NJ de las familias del *phylum* Tardigrada con el Fósil Cámbrico como grupo externo. Se indican las clases (mayúsculas) y los órdenes (minúsculas). El número que hay en algunos nodos es el apoyo del análisis *bootstrap*.

Echiniscidae y Carphanidae). El análisis *bootstrap*-NJ con OUT 0 (Figura 5.4.13) confirma las tres clases de Tardigrada, pero sitúa a la clase Mesotardigrada más cerca de Heterotardigrada que de Eutardigrada, lo que se contradice con el propio árbol de NJ con OUT 0 obtenido (Figura 5.4.13).

Las agrupaciones resultantes del análisis UPGMA de las familias, con las diferencias medias como índice (UPGMA-PAUP), se presentan en las Figuras 5.4.14 y 5.4.15, con el Fósil Cámbrico y con OUT 0, respectivamente y en la Figura 5.4.16 el análisis UPGMA con el índice de Gower (UPGMA-NTSYS). En los dos primeros casos se han introducido los taxones utilizados como grupos externos en los análisis filogenéticos para comprobar las diferencias entre los resultados fenéticos. El análisis realizado con UPGMA-PAUP resulta en dos fenogramas, uno con el Fósil cámbrico (Figura 5.4.14) y

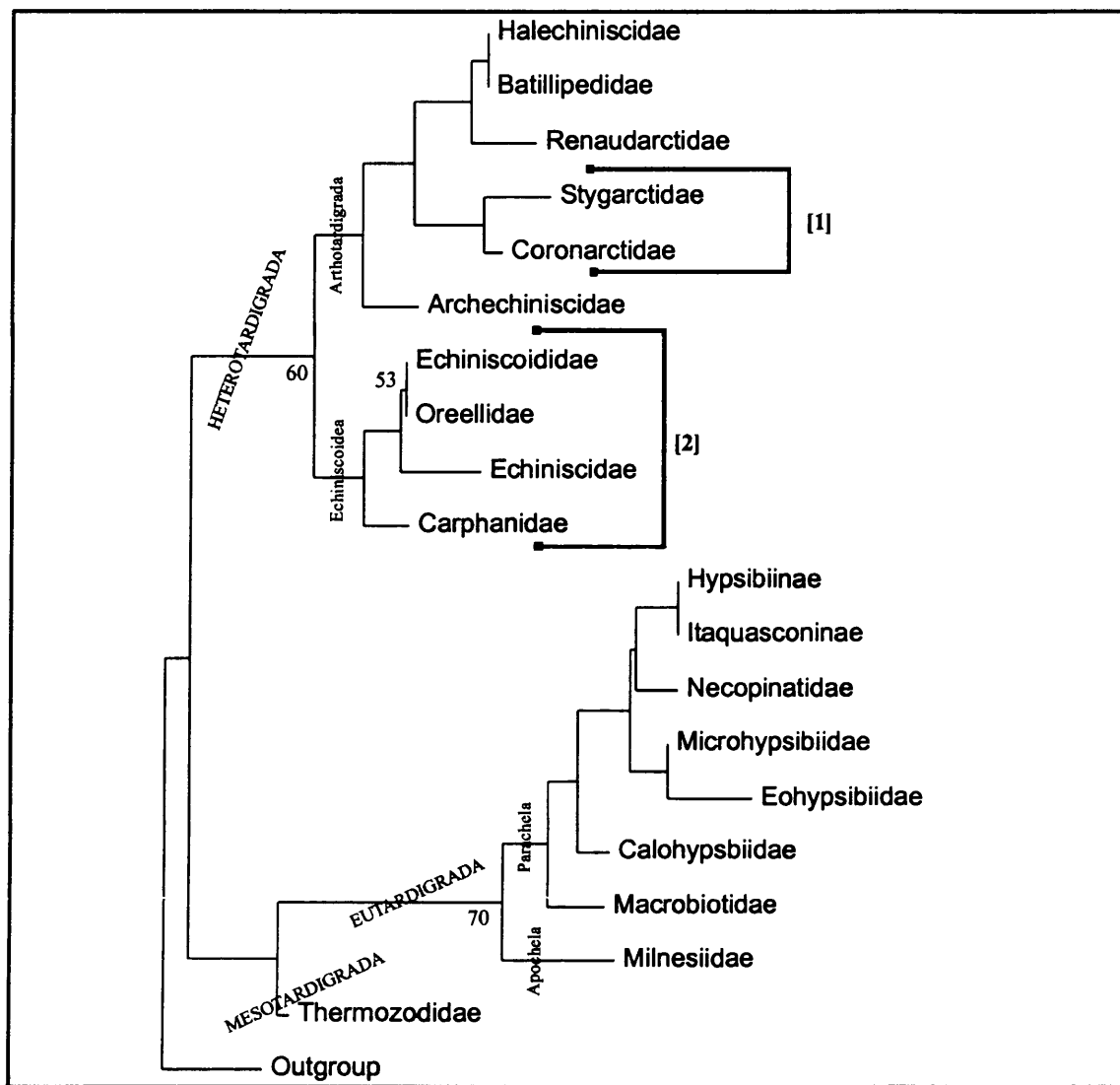


Figura 5.4.13: Árbol obtenido con NJ de las familias del *phylum* Tardigrada con OUT 0 como grupo externo. Se indican las clases (mayúsculas) y los órdenes (minúsculas). El número que hay en algunos nodos es el apoyo del análisis *bootstrap*.

otro con OUT 0 (Figura 5.4.15), cuyos agrupamientos son iguales, salvo por unas pequeñas diferencias en la topología dentro de Eutardigrada. Ambos fenogramas diferencian claramente las tres clases del *phylum* Tardigrada, considerando la clase Mesotardigrada grupo hermano de Heterotardigrada. Dentro de la clase Heterotardigrada se diferencian claramente los dos órdenes de la clase, Arthrotardigrada y Echiniscidae, aunque también es cierto que el primer orden aparece subdividido en dos agrupaciones diferenciadas como ocurría en los análisis filogenéticos (por un lado, Stygarctidae y Coronarctidae, por otro, Halechiniscidae, Batillipedidae, Renaudarctidae y Archechiniscidae), pero distribuidos de distinta forma. Dentro de la clase Eutardigrada se diferencian bien los dos órdenes, Apochela y Parachela (Figuras 5.4.14 y 5.4.15), sin embargo, el agrupamiento de las familias de Parachela es distinta en el fenograma con el Fósil Cámbrico y con

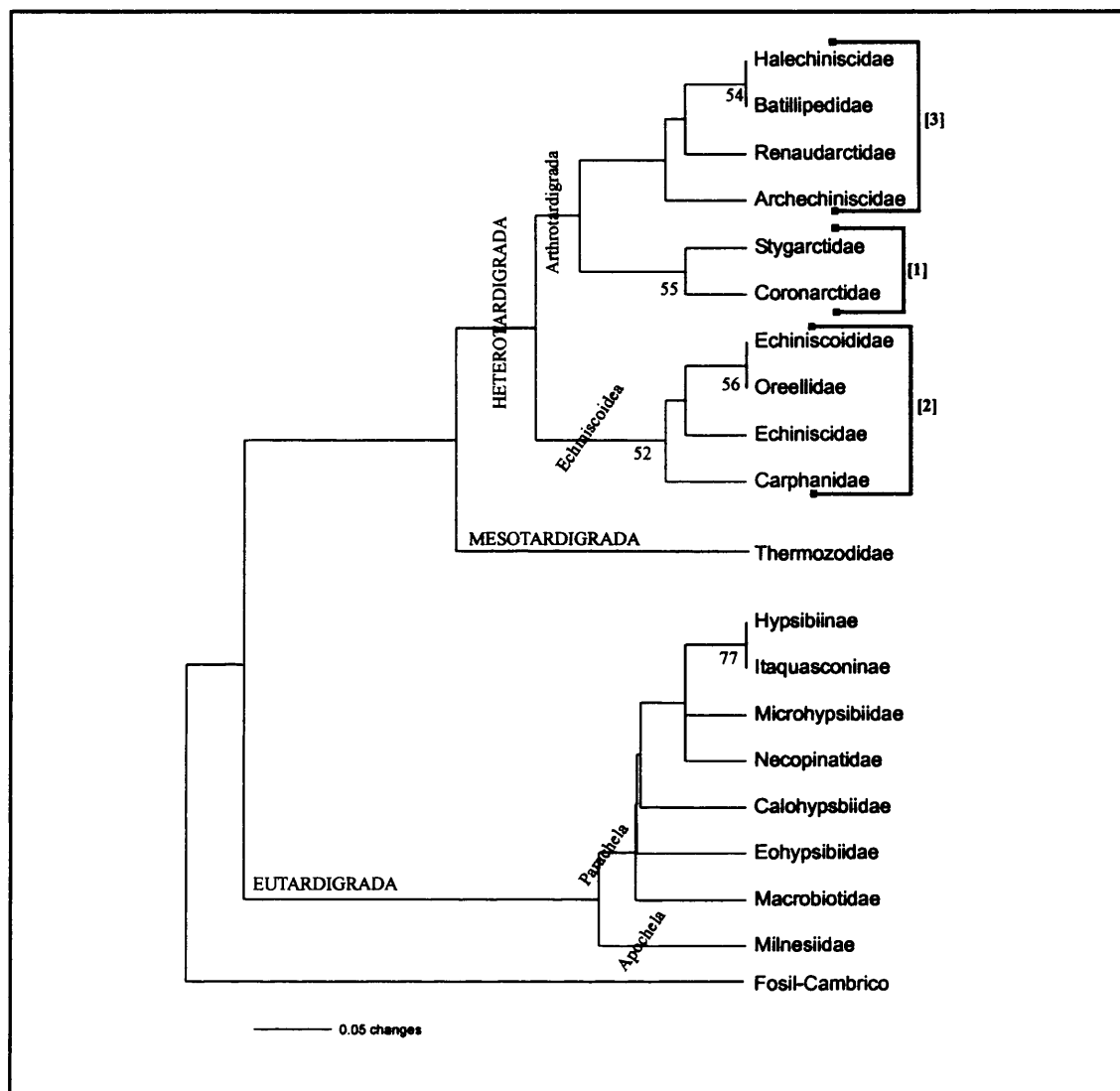


Figura 5.4.14: Árbol obtenido con UPGMA de las familias del *phylum* Tardigrada con el Fósil Cámbrico como grupo externo. Se indican las clases (mayúsculas) y los órdenes (minúsculas). El número que hay en algunos nodos es el apoyo del análisis *bootstrap*.

OUT 0. Fundamentalmente ubican en distintos lugares a las familias Macrobiotidae, Calohypsibiidae, Eohypsibiidae y Microhypsibiidae. Sin embargo, ninguno de los dos análisis *bootstrap* realizados, con el Fósil cámbrico (Figura 5.4.14) y con OUT 0 (Figura 5.4.15), apoyan significativamente estos resultados.

Por otro lado, el análisis de UPGMA con los datos a partir del índice de Gower (UPGMA-NTSYS) presenta un ajuste muy bueno ($R = 0,94$; Tabla 5.4.5). Los agrupamientos que presenta el fenograma obtenido (Figura 5.4.16) son iguales a los que se han producido en los otros dos análisis de UPGMA en cuando a las relaciones entre las

Tabla 5.4.5: Valores del producto-momento de correlación (R) de los análisis de UPGMA realizados con el programa NTSYS y el índice de similitud de Gower.

MATRICES	R
Familias	0,94
Géneros EUT	0,73
Especies EUT	0,91

clases y a la relación de los órdenes tanto de Heterotardigrada como de Eutardigrada. Sin embargo, difiere en las agrupaciones internas de Parachela, que no son iguales a las obtenidas con UPGMA-PAUP, bien sea con el Fósil Cámbrico o con OUT 0 (Figura 5.4.14, 5.4.15 y 5.4.16).

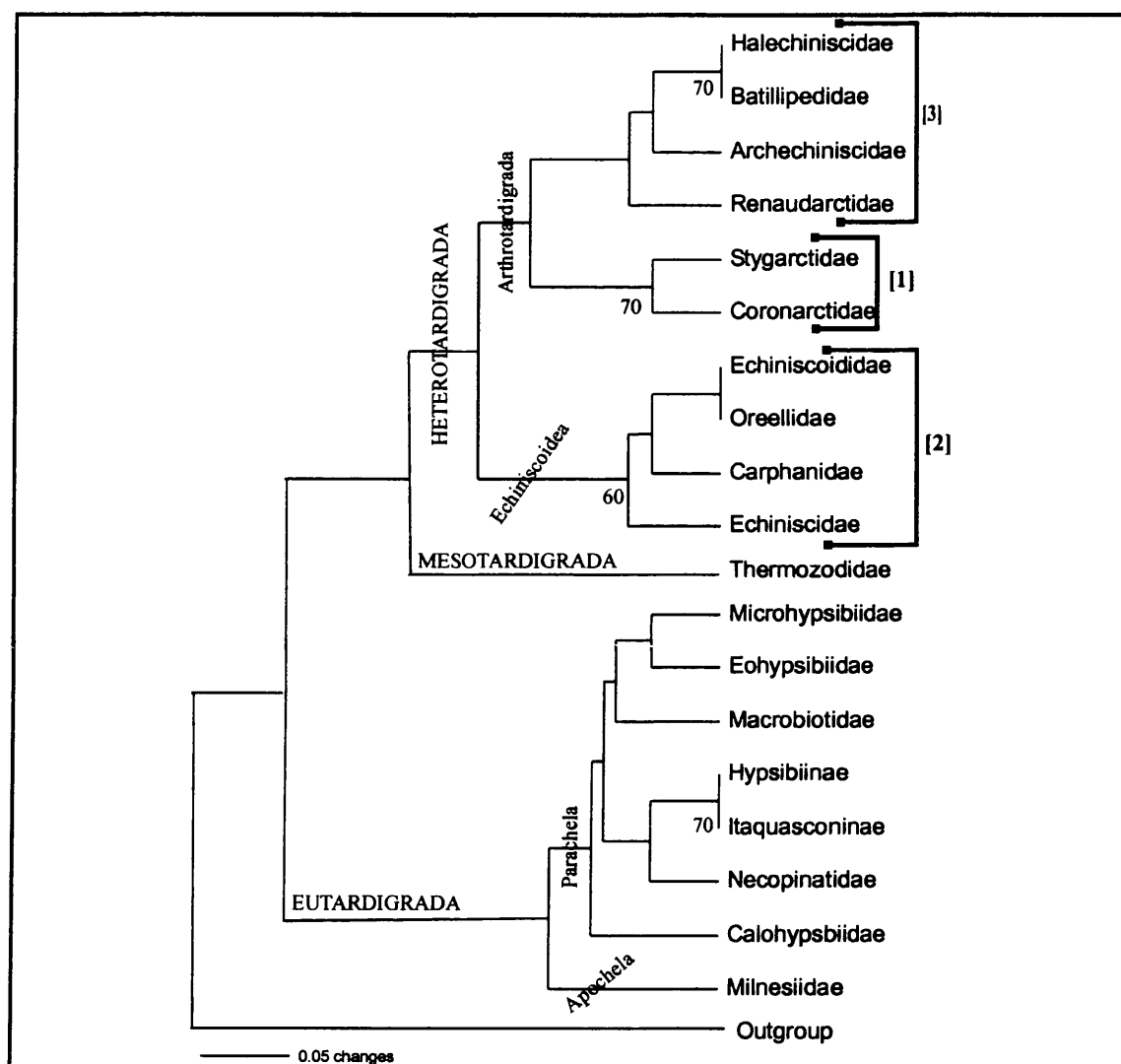


Figura 5.4.15: Árbol obtenido con UPGMA de las familias del *phylum* Tardigrada con OUT 0 como grupo externo. Se indican las clases (mayúsculas) y los órdenes (minúsculas). El número que hay en algunos nodos es el apoyo al clado del análisis *bootstrap*.

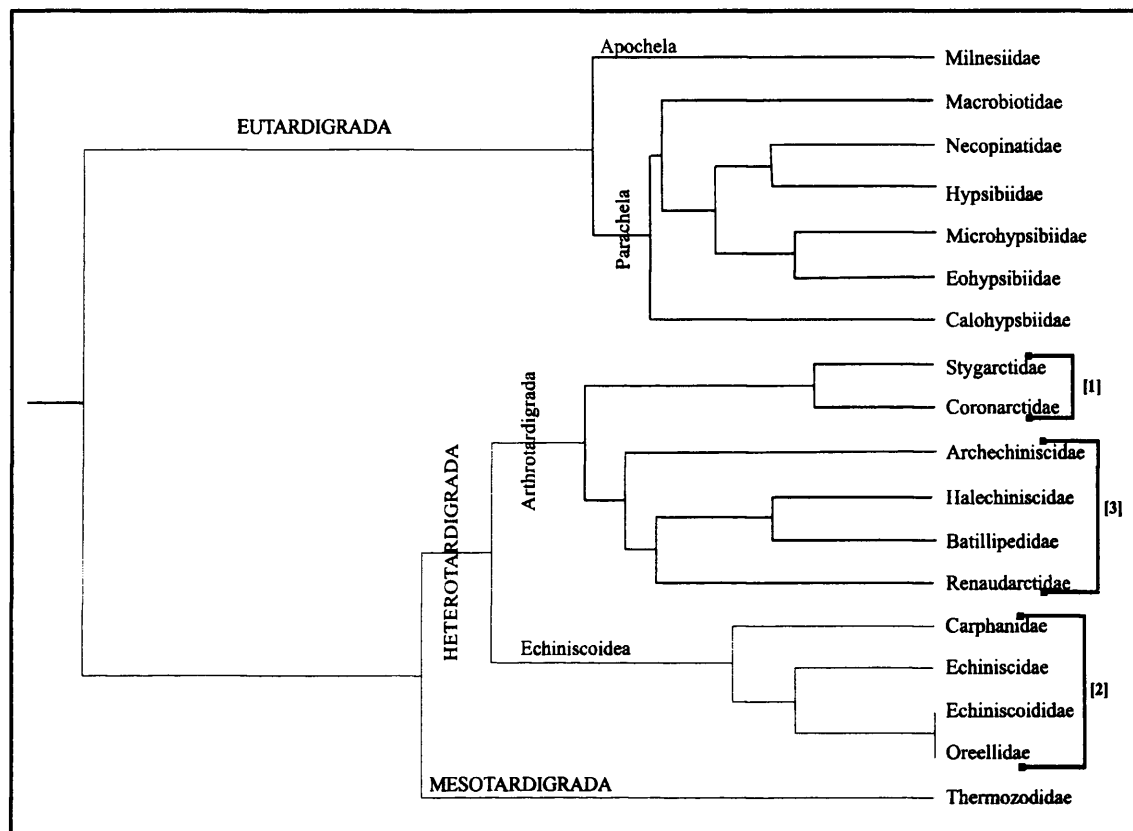


Figura 5.4.16: Árbol obtenido con UPGMA de las familias del *phylum* Tardigrada con el índice de Gower. Se indican las clases (mayúsculas) y los órdenes (minúsculas). El número que hay en algunos nodos es el apoyo del análisis *bootstrap*.

Finalmente, la gráfica de la Figura 5.4.17 representa los valores de *Stress* frente al número de dimensiones analizado (la denominada gráfica *Scree Test*) en el análisis *multidimensional scaling* y, con ello, el porcentaje acumulativo de varianza explicada con cada dimensión. Con dos dimensiones se explica el 95,4% de la varianza y con tres dimensiones, el 97,3%, es decir, que la distribución espacial de los taxones queda suficientemente explicada con la representación de dos dimensiones. Tal representación se ofrece en la Figura 5.4.18. Se puede observar que en la mitad izquierda de la figura se agrupan las familias de Eutardigrada, en el centro la de

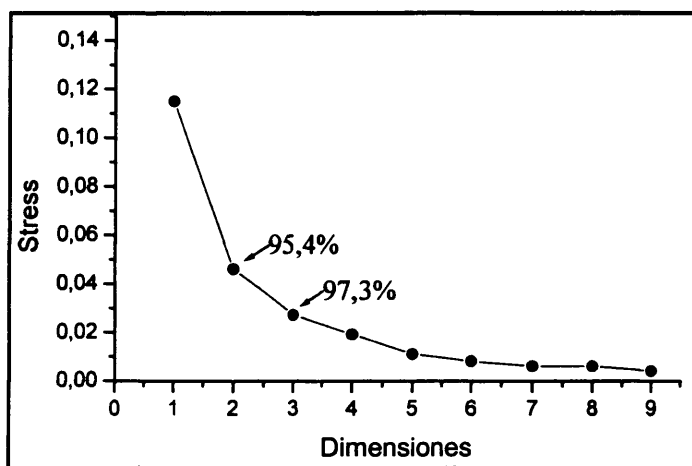


Figura 5.4.17: Gráfica de *Scree Test* para las familias del *phylum* Tardigrada.

Mesotardigrada y a la derecha las de Heterotardigrada. Los órdenes de Heterotardigrada quedan distribuidos de forma que en la mitad superior derecha de la figura están las familias de Arthrotardigrada y en la mitad inferior las de Echiniscidae. Respecto a la clase Eutardigrada la separación de ambos órdenes no es tan clara, ya que, aunque sí aparece Milnesiidae en el extremo superior de la mitad izquierda de la figura, es un continuo con el resto de las familias de Eutardigrada (Figura 5.4.18).

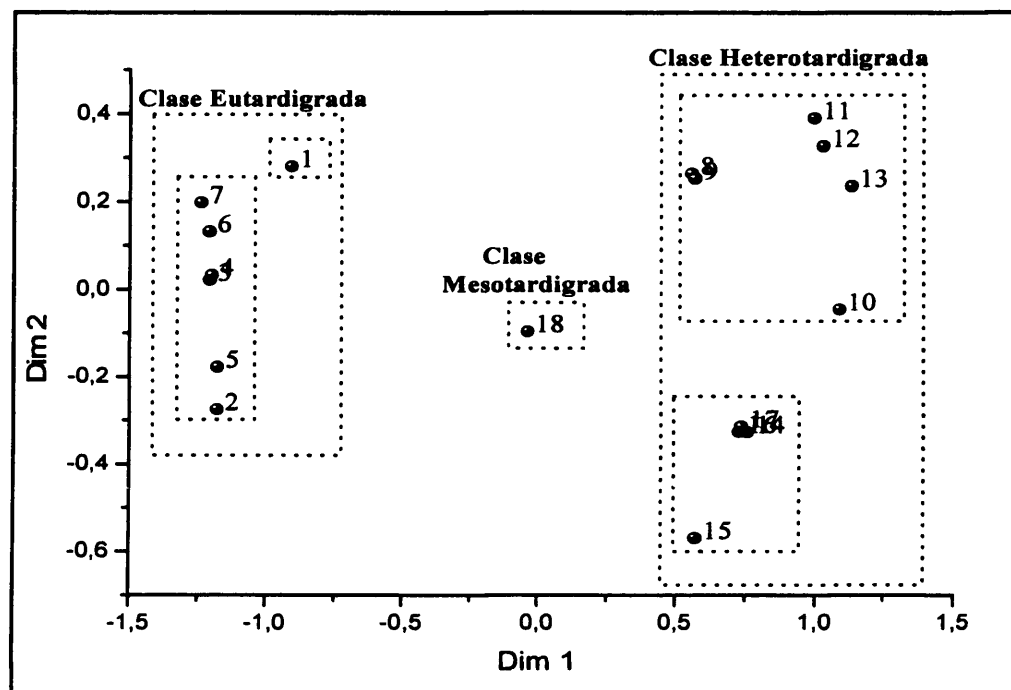


Figura 5.4.18: Representación en dos dimensiones de los resultados del análisis de *multidimensional scaling* con las familias del *phylum* Tardigrada. 1 = Milnesiidae; 2 = Macrobiotidae; 3 = Necopinidae; 4 = Hypsibiidae; 5 = Calohypsibiidae; 6 = Microhypsibiidae; 7 = Eohypsibiidae; 8 = Stygarctidae; 9 = Coronarctidae; 10 = Archechiniscidae; 11 = Halechiniscidae; 12 = Batillipedidae; 13 = Renaudarctidae; 14 = Echiniscidae; 15 = Carphanidae; 16 = Echiniscoidea; 17 = Oreellidae; 18 = Themozodiidae.

5.4.2.- Géneros de la clase Eutardigrada

Uno de los aspectos que el análisis de las familias del *phylum* Tardigrada ha confirmado es la monofilia de la clase Eutardigrada, punto inicial necesario para el análisis filogenético de los géneros de este taxón.

La matriz empleada para realizar los análisis filogenéticos y fenéticos de los géneros de la clase Eutardigrada se presenta en la Tabla 5.4.6. Se han estudiado 49 géneros, pertenecientes a 2 órdenes y 7 familias, además del género *Apodibius*, que aún no se ha ubicado dentro de ninguna de las familias (*incertae sedis*; Tabla 4.6.2). Se han utilizado 36 caracteres morfológicos, cualitativos, binarios y multiestado (Tabla 4.6.5). Estos caracteres, como ya se ha comentado con anterioridad, pertenecen a seis tipos de estructuras: la cutícula, los órganos sensoriales, el aparato bucofaríngeo, las diplouñas, las patas y los huevos (Tabla 4.6.5). Los caracteres más representados son los de las diplouñas (se han descrito 17 caracteres sobre esta estructura) seguido de los órganos sensoriales con 9 caracteres (Tabla 4.6.5). La matriz de los géneros de la clase Eutardigrada presenta numerosos *missing data* y polimorfismos (Tabla 5.4.6).

El análisis de compatibilidad ha dado como resultado 34 *cliques* con un número máximo de caracteres, 19 caracteres cada uno (Tabla 5.4.2), lo que supone un valor para la fracción propuesta por Meacham y Estabrook (1985) de 0,56. Esto significa que la matriz de caracteres tiene una consistencia interna media. Hay 10 caracteres (5, 7, 8, 11, 19, 27, 30, 31, 34, 35 y 36) que son compatibles con todos los del análisis y están presentes en los 34 *cliques* (Tablas 5.4.2 y 5.4.7). Los caracteres 5, 7 y 8 se refieren a órganos sensoriales, en concreto aquellos con forma de judía, los órganos sensoriales elípticos dorsolaterales de la cabeza y las papilas cefálicas laterales, respectivamente (Tabla 4.6.5). Otro carácter compatible con todos los demás caracteres del estudio es el tipo de aparato bucofaríngeo (carácter 11; Tabla 4.6.5). Cuatro de los caracteres totalmente compatibles describen aspectos de las diplouñas (Tablas 4.6.5 y 5.4.2): el tipo de conexión entre las ramas principal y secundaria (carácter 19), la presencia de pedúnculo (carácter 27), las diplouñas con forma de pinza (carácter 30) y las diplouñas con una estructura cuticular con forma de barra (carácter 31). Los otros tres caracteres compatibles detallan aspectos de las patas (reducción de las patas y patas bilobuladas, caracteres 34 y 35, respectivamente) y el tipo de huevos (carácter 36) (Tablas 4.6.5 y 5.4.2). Los caracteres totalmente compatibles aparecen en todos los *cliques*, y, junto a ellos, hay otros que aún presentando ciertas incompatibilidades están en los 34 *cliques*. Se trata de los caracteres

Tabla 5.4.6: Matriz de datos de los Géneros de la clase Eutardigrada utilizada en los análisis filogenéticos y fenéticos. Los cuatro primeros taxones son los empleados como grupos externos: todo ceros (OUT 0), el fósil Cámbrico (Fósil Cámbrico), el fósil de *Milnesium swolenskyi* (Fósil *Milnesium*) y el género *Thermozodium* (*Thermozodium*). Los 36 caracteres se especifican en la Tabla 4.6.5. + = Taxón polimórfico para ese carácter pudiendo adquirir los estados 0, 1 y 2; \$ = Taxón polimórfico para ese carácter pudiendo adquirir los estados 1 y 2; # = Taxón polimórfico para ese carácter pudiendo adquirir los estados 0 y 1. ? = missing data.

Caracteres →	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6		
Géneros ↓	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3
OUT 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Fósil Cámbrico	1	0	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Fósil Milnesium	0	1	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Thermozodium	0	0	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Adorybiotus	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	2	1	1	1	0	0	1	0	2	2	0	1	1	1	0	0	0	0	0
Biserovus	1	1	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Calcarobiotus	1	1	0	0	0	0	0	1	2	0	1	2	1	1	1	0	0	1	1	1	2	0	1	1	1	0	0	0	0
Dactylobiotus	1	1	0	0	0	0	0	1	2	0	1	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	3	3	0	0	0	0	0
Insuetifurca	0	1	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Macrobiotus	1	1	0	0	0	0	0	1	2	0	1	2	1	1	1	0	0	1	0	+	+	0	1	1	1	0	0	0	0
Macroversum	0	1	0	0	0	0	0	1	2	0	1	2	1	1	1	0	0	0	1	1	\$	3	3	0	0	0	0	0	0
Minibiotus	#	0	1	0	0	0	0	1	2	0	1	2	1	1	1	0	0	1	0	1	\$	0	1	1	1	0	0	0	0
Minilentus	1	0	1	0	0	0	0	1	2	0	1	2	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0
Murrayon	1	1	0	0	0	0	0	1	2	0	1	2	1	1	1	0	0	0	1	1	0	2	1	1	0	0	0	0	0
Pseudodiphascon	0	1	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Pseudohexapodibius	0	1	0	0	0	0	0	1	2	0	1	2	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	
Richtersius	1	1	0	0	0	0	0	1	6	1	2	1	1	1	0	0	1	0	2	2	0	1	1	1	0	0	0	0	0
Xerobiotus	0	1	0	0	0	0	0	1	2	0	1	2	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	4	4	0	0	0	0
Amphibolus	#	1	0	0	0	0	0	1	2	6	1	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0
Eohypsibius	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	6	0	2	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	4	0	0	0	0
Calohypsibius	1	0	1	0	0	0	0	1	2	0	0	2	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	#	?
Haplohexapodibius	0	0	1	1	0	0	0	1	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Haplomacrobiotus	0	0	1	0	0	0	0	1	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Hexapodibius	0	0	0	1	0	0	0	1	2	?	?	?	?	#	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	
Parhexapodibius	0	0	0	1	0	0	0	1	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Doryphoribius	#	0	0	1	0	0	0	0	1	2	6	0	2	1	1	2	1	0	1	0	#	0	0	4	4	0	0	0	0
Eremobiotus	#	0	1	1	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Halobiotus	#	0	0	0	1	0	0	0	1	2	5	1	2	1	2	1	0	1	1	0	0	4	4	0	1	0	0	0	0
Acutuncus	0	0	1	0	0	0	0	1	2	1	0	2	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	4	2	0	0	0	0	0
Hypsibius	1	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	2	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0
Isohypsibius	1	0	0	1	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Mixibius	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Pseudobiotus	0	1	0	1	0	0	0	1	2	6	0	2	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	4	4	0	0	0	0	0
Ramajendas	#	0	0	0	0	0	0	1	2	6	0	2	1	1	2	1	0	1	1	0	0	2	4	0	0	0	0	0	0
Ramazottius	1	0	0	0	0	0	0	1	2	7	0	2	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	2	2	0	0	0	1	0
Thulinus	0	1	0	1	0	0	0	1	2	6	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Astatumen	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	3	0	1	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0
Parascon	0	0	0	0	0	0	0	1	6	3	1	0	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0
Diphascon	#	0	0	0	0	1	0	3	1	2	1	0	2	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0
Adropion	#	0	0	0	0	1	0	2	1	2	1	0	2	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0
Fujiscon	0	0	0	0	0	0	0	2	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Hebesuncus	0	0	0	0	0	0	0	2	1	2	2	0	2	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0
Itaquascon	0	0	0	0	0	0	0	2	1	6	3	0	1	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0
Mesocrista	0	0	0	0	0	0	0	2	1	2	3	0	2	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0
Paradiphascon	1	1	0	0	1	0	1	0	3	1	2	1	0	2	1	1	2	1	0	1	1	0	0	2	2	0	0	0	0
Platicrista	0	0	0	0	0	0	0	2	1	4	0	2	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0
Fractonotus	1	0	0	0	0	0	0	1	2	8	0	2	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Microhypsibius	0	0	0	0	0	0	0	1	2	8	0	2	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Necopinatum	0	0	0	0	0	0	0	1	2	6	0	2	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Limmenius	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	5	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Milnesioides	1	1	0	0	1	0	1	0	1	5	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Milnesium	0	1	0	0	1	0	0	0	1	5	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Apodibius	0	1	0	1	0	0	0	0	1	2	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 5.4.7: Matriz de compatibilidades entre los caracteres, dos a dos, utilizados en el análisis de los géneros de la clase Eutardigrada. La numeración de los caracteres se corresponde a la empleada en la Tabla 4.6.5, donde se describen. 0 = pareja de caracteres incompatibles; 1 = pareja de caracteres compatibles.

Caracteres ↓	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
	0	01	000	1111	01111	111111	1111111	011111011	0001111111	1111111111	00111111101	000111111111	00001111110100	10001111111101	0000111111010010	0010101101110000	11101011011000000	1111111111111111	00001111110100000001	000111111101000101110	011111111111111111110	0001111111010111111111	11111111111111111111	0111111111111111110011111	1000111111110010001011111	1111111111111111111111	0001111111010001111100110111	0111111111111111110011111111	111111111111111111111111	111111111111111111111111	001011111110000010101111011111	0010111111010001010111110111111	11111111111111111111111111	11111111111111111111111111	11111111111111111111111111
Caracteres →	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3
										0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5

25 y 29 (Tablas 5.4.2 y 5.4.7), ambos relacionados con las diplouñas. El primero es el tipo de márgenes que tienen las lúnulas en el cuarto par de patas y el segundo es el tipo de ángulo que se forma entre las ramas principal y secundaria en las diplouñas interiores (denominadas anteriores en el cuarto par de patas). Hay cinco caracteres, que presentan algunas incompatibilidades (aunque no son los que tienen mayor número de incompatibilidades; Tabla 5.4.7), y no están presentes en ninguno de los 34 *cliques*; son los caracteres 1, 2, 17, 18 y 20 (Tablas 5.4.2 y 5.4.7). El carácter 1, incompatible con 20 caracteres de los 36 estudiados (Tabla 5.4.7), detalla características de la escultura de la

cutícula; el carácter 2, incompatible con 16 caracteres, especifica la presencia o ausencia de lamelas bucales; los caracteres 17 y 18 se refieren a la presencia de diplouñas en el cuarto y en los tres primeros pares de patas y son incompatibles con 14 y 15 caracteres, respectivamente; y el carácter 20, incompatible con 17 caracteres, especifica la simetría de las diplouñas respecto al plano medio de la pata (Tablas 4.6.5 y 5.4.7). El resto de los caracteres (3, 4, 6, 9, 10, 12 al 16, 21 al 24, 26, 28, 32 y 33; Tabla 5.4.7) aparecen en algunos *cliques*, aunque no en todos, también presentan incompatibilidades con algunos caracteres (Tablas 5.4.2) y se refieren a los órganos sensoriales, aspectos del aparato bucofaríngeo y algunas características de las diplouñas (Tabla 4.6.5).

El análisis de los géneros de la clase Eutardigrada se ha realizado con 4 grupos externos, cuyos estados para los caracteres analizados se presentan en la Tabla 5.4.6. En primer lugar se ha utilizado un grupo externo con todos los estados de los caracteres igual a cero (OUT 0) que puede servir como punto de referencia. Luego se han empleado dos fósiles que pueden ayudar a la hora de interpretar los caracteres y su evolución. Por un lado, el Fósil Cámbrico (Fósil Cámbrico) encontrado en Rusia, que está datado en unos 530 millones de años (Figura 8.1 B y C) (Maas y Waloszek, 2001 y <http://biosys-serv.biologie.unilm.de/sektion/dieter/noncrustacean/noncrustacean.html>). El otro fósil que se ha usado, *Milnesium swolenskyi*, es mucho más reciente (90 millones de años), y pertenece a la clase Eutardigrada, a la familia Milnesiidae (Bertolani y Grimaldi, 2000). Finalmente, se ha utilizado la familia Thermozodiidae (orden Thermozodia, clase Mesotardigrada) como grupo externo por ser un taxón, aparentemente, intermedio entre la clase Eutardigrada y Heterotardigrada tanto morfológica como filogenéticamente. Para facilitar la comparación de los caracteres, y encontrar los homólogos entre los géneros de la clase Eutardigrada, se ha utilizado el único género de la familia Thermozodiidae, el género *Thermozodium*.

Los análisis cladísticos efectuados con la matriz de géneros de Eutardigrada (las cuatro matrices cada una con uno de los grupos externos, a saber, OUT 0, Fósil Cámbrico, Fósil *Milnesium* y *Thermozodium*) no se han podido realizar con algoritmos exactos debido al elevado número de taxones analizados (49 géneros). Por ello se han llevado a cabo con el algoritmo heurístico, seleccionando la opción para que la adición de taxones (*stepwise addition*) fuese al azar y la opción TBR como método de reordenación de las ramas (*branch swapping*). Para poder realizar estos análisis, y debido a las

limitaciones de memoria del ordenador utilizado, se ha tenido que limitar el número de árboles que guarda PAUP a 400.000, ya que es el número máximo de cladogramas que podía asumir la memoria para construir los árboles consenso. No se han podido realizar los análisis de *bootstrap* por el esfuerzo en tiempo que requerían (teniendo en cuenta que alguno de los análisis heurísticos sin repeticiones tardaban de 5 a 7 días) y por la capacidad, limitada, de memoria de los ordenadores utilizados.

Los cladogramas más parsimoniosos, tanto los heurísticos como los de simplicidad de Rachet, son los encontrados con la matriz que utiliza el Fósil *Milnesium* como grupo externo. Estos, además, son de los que tienen los valores más altos para IC (índice de consistencia) e IR (índice de retención), es decir, tienen mejor ajuste entre los datos y los cladogramas obtenidos y se explican con menor homoplasia de los caracteres (Tabla 5.4.4). Los siguientes cladogramas más parsimoniosos son los obtenidos al analizar la matriz de géneros de Eutardigrada con el Fósil Cámbrico como grupo externo, luego el análisis con OUT 0 y finalmente el que emplea al género *Thermozodium* (Tabla 5.4.4). Los cladogramas obtenidos con la simplicidad de Rachet presentan un menor número de pasos que los heurísticos, valores algo menores de IC, es decir, con menor ajuste entre datos y cladogramas y similares valores de IR (con baja homoplasia de los caracteres) (Tabla 5.4.4). La topología de los árboles consenso *majority rule* obtenidos con la simplicidad de Rachet se han estabilizado: (1) con 2.679 árboles igualmente parsimoniosos después de analizar 200.000 repeticiones para la matriz con el Fósil *Milnesium* como grupo externo, (2) con 27.155 árboles igualmente parsimoniosos después de 600.000 repeticiones para la matriz con el Fósil Cámbrico como grupo externo, (3) con 22.079 árboles igualmente parsimoniosos después de 300.000 repeticiones para la matriz con OUT 0 como grupo externo, y (4) con 22.260 árboles igualmente parsimoniosos después de 300.000 repeticiones para la matriz con el género *Thermozodium* como grupo externo (Tabla 5.4.4).

Los resultados del análisis de simplicidad de Rachet, con los géneros de Eutardigrada y el Fósil *Milnesium* como grupo externo, son los que dan cladogramas más parsimoniosos. El árbol consenso estricto y el de *majority rule* se representan en las Figuras 5.4.19 y 5.4.20 respectivamente. Como ya se ha comentado, se va a trabajar con los árboles consenso, ya que hay más de 2.000 cladogramas igualmente parsimoniosos en muchos de los análisis (Tabla 5.4.4). En cualquier caso, se tendrá en cuenta que un árbol consenso es la representación de la información coincidente, exclusiva o parcial-

mente (consenso estricto o consenso *majority rule* respectivamente), que contienen los cladogramas. En el árbol consenso estricto (Figura 5.4.19) se mantiene la monofilia de los órdenes Apochela y Parachela y de todas las familias Milnesiidae, Necopinatiidae, Calohypsibiidae, Microhypsibiidae, Macrobiotidae, Eohypsibiidae e Hypsibiidae. El análisis *bootstrap* (Figura 5.4.20) sólo presenta un alto grado de apoyo para la monofilia de Parachela (incluyendo el taxón sin adscripción, *Apodibius*), sin siquiera aportar datos para soportar o refutar la del orden Apochela.

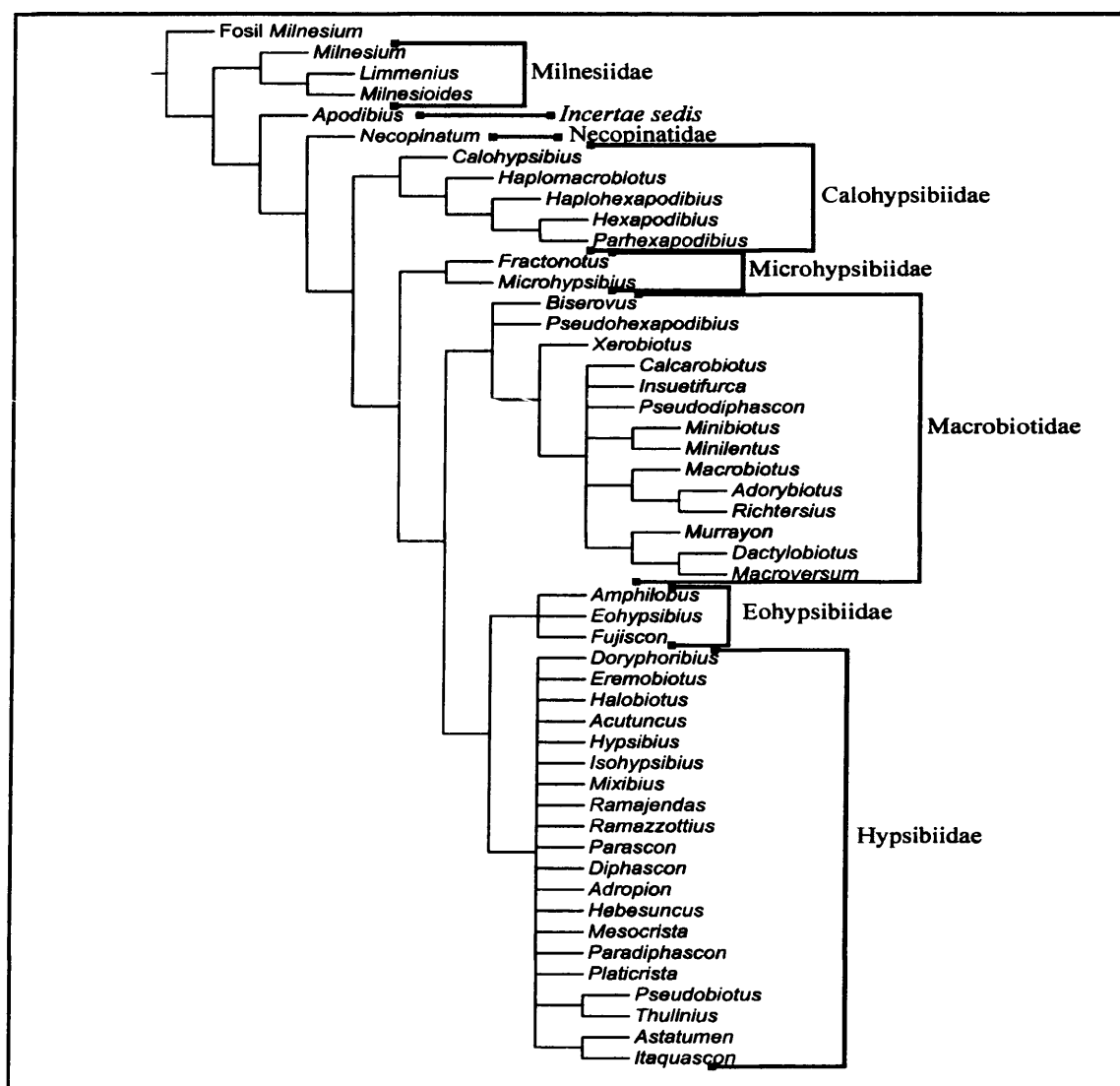


Figura 5.4.19: Árbol consenso estricto de los géneros de la clase Eutardigrada con el Fósil *Milnesium* como grupo externo, obtenido del análisis de simplicidad de Rachet. Se indican las familias a las que pertenecen los género.

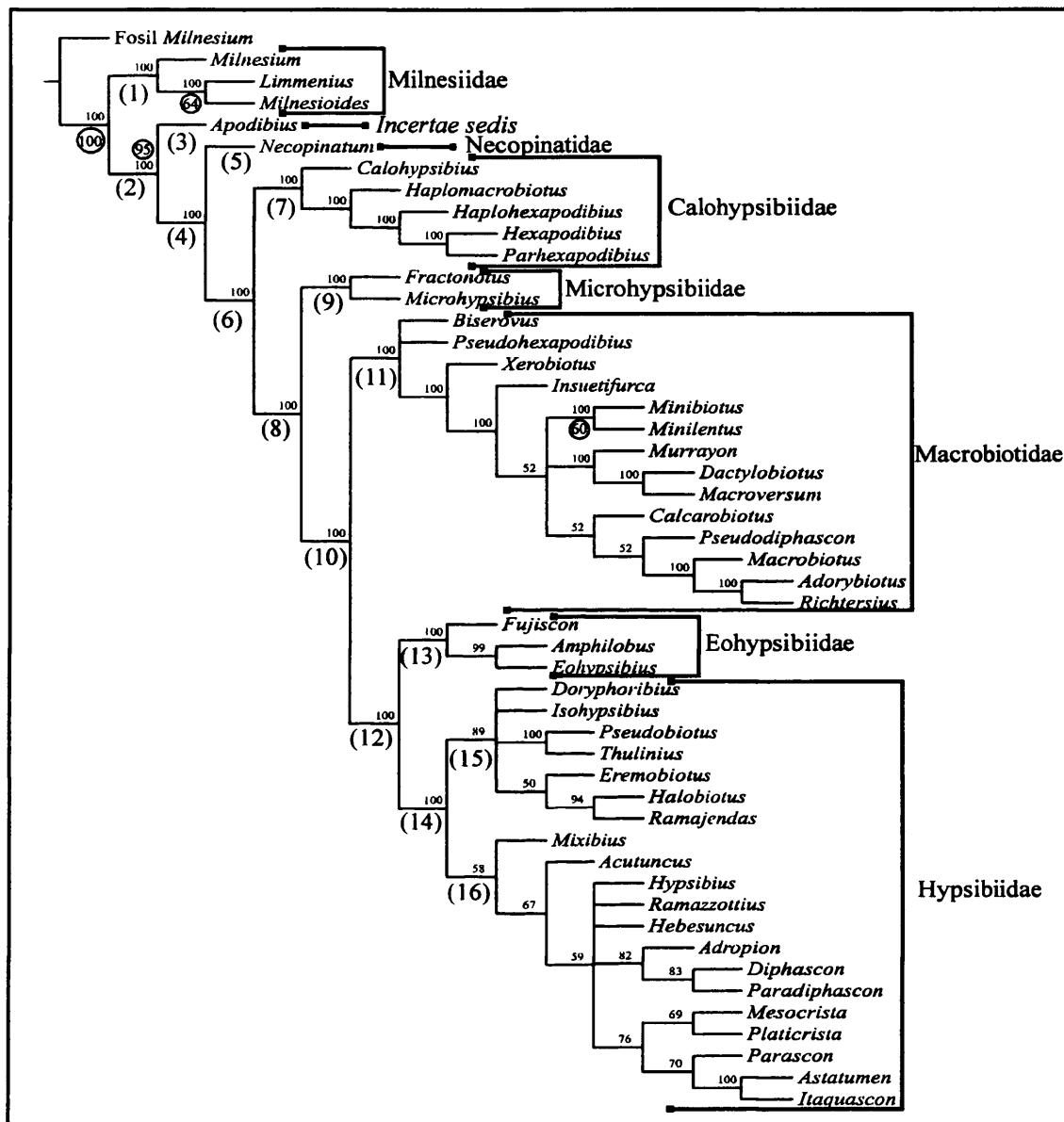


Figura 5.4.20: Árbol consenso *majority rule* de los géneros de Eutardigrada, obtenido con el análisis de simplicidad de Rachet con el Fósil *Milnesium* como grupo externo. Los números dentro de círculos indican el soporte a los clados del análisis *bootstrap*. En los nodos más basales se indica con un número entre paréntesis las características que definen esos clados. (1) rama secundaria bi o tripartida, papilas bucales y laterales y furca tipo *milnesium*, (2) diplouñas con conexión entre las ramas y sin papilas, (3) sin uñas en las patas y con lámina ventral en el aparato bucofaríngeo, (4) uñas o similar en alguna de las patas, (5) uñas con forma de pinza, (6) diplouñas en alguna de las patas, (7) diplouñas tipo *calohypsibius*, asimétrica sin tramo común, (8) existencia de tramo común en las uñas, (9) diplouñas asimétricas, la rama principal y el tramo común forman un continuo y los AIME con dos partes, (10) la rama principal y el tramo común no forman un continuo, (11) diplouñas simétricas respecto al plano medio de la pata, (12) diplouñas asimétricas, con tramo común y la rama principal y el tramo común no forman un continuo, (13) existencia de un tambique entre las tres partes de la diplouña, (14) diplouñas con conexión flexible entre la rama principal y la secundaria, (15) diplouñas internas tipo *isohypsibius* o *eremobiotus* y/o AIME con forma de cresta o de gancho dorsal, y (16) diplouñas internas tipo *hypsibius* y/o AIME con forma de gancho, simétrico o asimétrico, o de anillo ancho y plano.

En el árbol consenso *majotiry rule* (Figura 5.4.20) aparecen los órdenes y las familias de la clase Eutardigrada definidos como sigue:

- El orden Apochela, representado por una única familia (Milnesiidae), se define, al igual que la familia, por la presencia de papilas bucales y laterales (Figura 4.6.1), una furca tipo *milnesium* (Figura 4.6.3), la rama secundaria de las diplouñas bi o tripartida y las ramas de la diplouña separadas (Figuras 4.6.6 y 4.6.7 D).
- El orden Parachela se distingue porque las ramas, principal y secundaria, de las diplouñas están conectadas (Figura 4.6.6) y no presentan papilas.
- El género *Apodibius*, considerado *incertae sedis* en la clasificación actual (Tabla 4.6.2), aparece, tanto en el consenso estricto (Figura 5.4.19) como en el *majority rule* (Figura 5.4.20), como un clado independiente basal al orden Parachela.
- Así, la siguiente dicotomía, después de la de Apochela y el resto de taxones, distingue entre aquellos representantes del orden Parachela sin uñas (género *Apodibius*) y los que sí tienen, y a continuación los géneros con diplouñas y el que tiene uñas con aspecto de pinza (Figura 4.6.7 K), *Necopinatum* (único integrante de la familia Necopinatidae).
- La siguiente línea se define por la presencia de diplouñas tipo *calohypsibius* (Figura 4.6.7 N), asimétricas respecto al plano medio de la pata y único tipo de diplouñas sin tramo común, formada por los géneros de la familia Calohypsibiidae.
- La familia Microhypsibiidae es la siguiente en divergir por tener diplouñas asimétricas en las que la rama principal forma un continuo con el tramo común (Figura 4.6.7 M) y AIME con dos morfologías, una ventral y otra dorsal (Figura 4.6.4).
- La siguiente línea evolutiva está formada por los géneros de la familia Macrobiotidae, cuyas sinapomorfias las constituirían unas diplouñas simétricas respecto al plano medio de la pata (Figura 4.6.8) y con tramo común. Dentro de esta familia se distingue un clado definido por la presencia de pedúnculo en las diplouñas, formado por los géneros *Insuetifurca*, *Minibiotus*, *Minilentus*, *Murrayon*, *Dactylobiotus*, *Macroversum*, *Calcarobiotus*, *Pseudodiphascon*, *Macrobiotus*, *Adorybiotus* y *Richtersius*.

También se distingue la subfamilia Murrayoninae (*Murrayon*, *Dactylobiotus*, *Macroversum*), pero no pueden aclarar las relaciones dentro de la subfamilia Macrobiotinae (*Adorybiotus*, *Biserovus*, *Calcarobiotus*, *Insuetifurca*, *Macrobiotus*, *Minibiotus*, *Minilentus*, *Pseudodiphascon*, *Pseudohexapodibius*, *Richtersius* y *Xerobiotus*).

- La familia Eohypsibiidae forma parte de otro gran clado. Se define por tener diplouñas tipo *amphilobus*, que presentan tabiques entre las tres partes de las diplouñas, a saber, la rama principal, la rama secundaria y el tramo común (Figura 4.6.7 O).
- Finalmente, se encuentra la familia Hypsibiidae, que presenta diplouñas con conexión flexible entre las ramas principal y secundaria. En esta familia se distinguen dos clados que no se corresponden exactamente con las subfamilias Hypsibiinae e Itaquasconinae (Tabla 4.6.2).
 - + El “primer clado” (que se denominará Clado 1 de Hypsibiidae) incluye a los géneros de Hypsibiidae con las diplouñas internas tipo *hypsibius*, que se caracterizan por un ángulo entre las ramas principal y secundaria de casi 90° y un perfil de la rama secundaria curvo (Figura 4.6.7 I), y con AIME con forma de gancho, simétrico o asimétrico, o de anillo plano (Figura 4.6.4). Este grupo está compuesto por los géneros: *Acutuncus*, *Ramazzottius*, *Hypsibius*, *Adropion*, *Paradiphascon*, *Diphascon*, *Hebesuncus*, *Platicrista*, *Mesocrista*, *Parascon*, *Itaquascon*, *Astatumen* y *Mixibius*. Este último género presenta diplouñas tipo *isohypsibius* pero AIME con forma de gancho asimétrico. Este clado se corresponde más o menos a la subfamilia Itaquasconinae salvo por los géneros *Mixibius*, *Hypsibius*, *Ramazzottius* y *Acutuncus* que pertenecen a la subfamilia Hypsibiinae.
 - + El “segundo clado” (que se denominará Clado 2 de Hypsibiidae) se caracteriza por tener diplouñas internas tipo *isohypsibius*, que se distingue por tener un ángulo recto entre las ramas principal y secundaria y un perfil de la rama secundaria recto (Figura 4.6.7 H), o tipo *eremobiotus* (Figura 4.6.7 L) (considerado un caso particular de las tipo *isohypsibius* y que presentan un ángulo de 180° entre las

ramas principal y secundaria), y AIME con forma de cresta o de gancho dorsal (Figura 4.6.4). Está formado por los géneros *Isohypsibius*, *Eremobiotus*, *Doryphoribius*, *Thulinus*, *Pseudobiotus*, *Ramajendas* y *Halobiotus*. Este segundo clado se correspondería con la subfamilia Hypsibiinae, pero faltan los géneros *Hypsibius*, *Mixibius*, *Ramazzottius* y *Acutuncus*, citados anteriormente.

El árbol estricto del análisis de simplicidad de Rachet con el Fósil Cámbrico, el siguiente con mejores resultados (Tabla 5.4.4), tan sólo confirma la monofilia de los órdenes de Eutardigrada y de las familias Milnesiidae, Hypsibiidae, Microhypsibiidae y Eohypsibiidae (Figura 5.4.21). El árbol *majority rule* (Figura 5.4.22) se diferencia del árbol con el Fósil *Milnesium* (Figura 5.4.20) en que: (1) la familia Macrobiotidae pierde

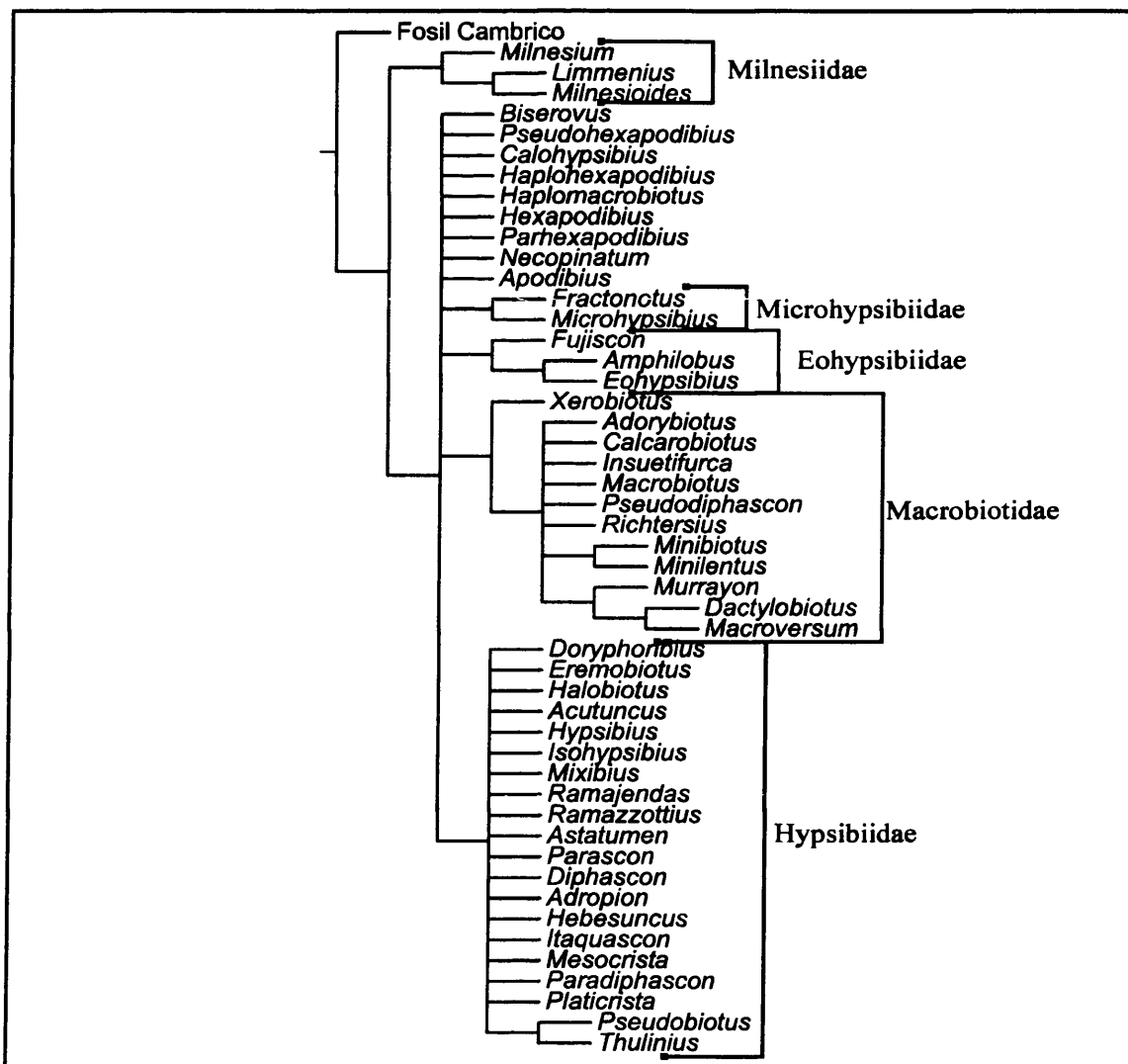


Figura 5.4.21: Árbol consenso estricto de los géneros de la clase Eutardigrada con el Fósil Cámbrico como grupo externo, obtenido del análisis de simplicidad de Rachet. Se indican las familias a las que pertenecen los géneros.

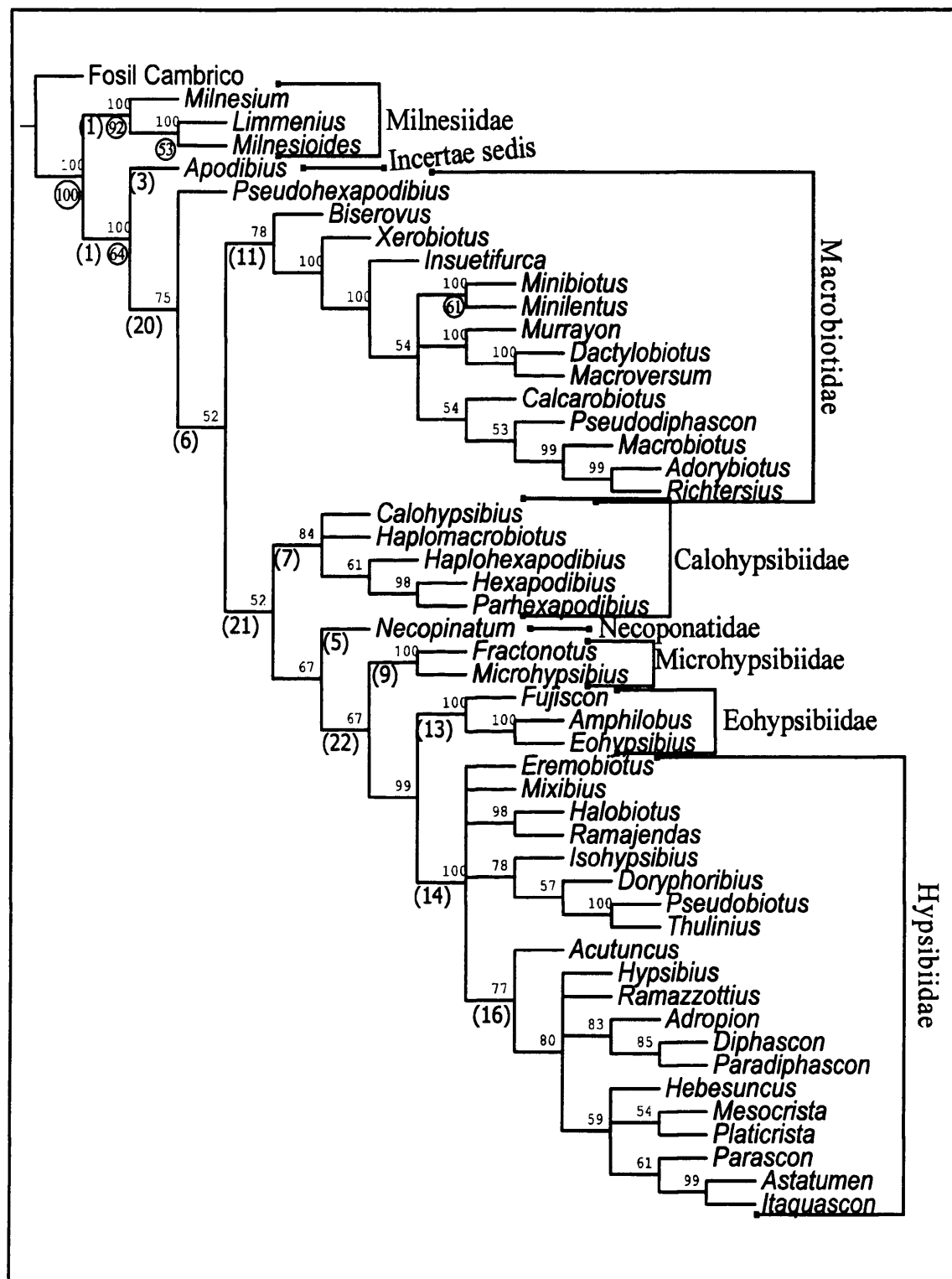


Figura 5.4.22: Árbol consenso *majority rule* de los géneros de Eutardigrada, obtenido con el análisis de simplicidad de Rachet con el Fósil Cámbrico como grupo externo. Los números dentro de círculos indican el soporte a los clados del análisis *bootstrap*. En los nodos más basales se indica con un número entre paréntesis las características que definen esos clados; numeración (1) a (16) como en la Figura 5.4.20. (20) Diplouñas con ramas conectadas; (21) diplouñas asimétricas; (22) diplouñas con tramo común.

su monofilia, porque uno de sus integrantes, *Pseudohexapobius*, aparece como grupo independiente (probablemente por la presencia de uñas con forma de gránulos vestigiales); y (2) la familia Calohypsibiidae se encuentra en un mismo clado junto a las familias Hypsibiidae, Microhypsibiidae, Necopinatidae y Eohypsibiidae, clado que se define por tener diplouñas asimétricas respecto al plano medio de la pata frente a Macrobiotidae, con uñas simétricas (Figura 4.6.8). En general, excepto el caso señalado para Macrobiotidae, las distintas familias se corresponden a grupos monofiléticos más o menos resueltos. Sin embargo, las dos subfamilias en las que se dividió Hypsibiidae resultan parafiléticas. El análisis de *bootstrap* sólo corrobora la monofilia de los órdenes Parachela y Apochela (Figura 5.4.22).

Los árboles consenso, estricto y *majority rule*, resultado del análisis de simplicidad de Rachet con el género *Thermozodium* como grupo externo, se presentan en las Figuras 5.4.23 y 5.4.24 respectivamente. El primero de ellos sólo confirma la monofilia de los órdenes de Eutardigrada, Apochela y Parachela, y la de las familias Microhypsibiidae, Hypsibiidae, Necopinatidae y Milnesiidae. El árbol *majority rule* (Figura 5.4.24) discrepa en algunos puntos respecto al árbol correspondiente obtenido con el Fósil *Milnesium* (Figura 5.4.20), aunque sólo en cuanto a la relación entre las familias, todas ellas grupos monofiléticos. Así en el árbol *majority rule* con *Thermozodium* como grupo externo (Figura 5.4.24), el cambio se encuentra, fundamentalmente, en las relaciones entre las distintas familias: en el análisis con *Thermozodium* (Figura 5.4.24) Microhypsibiidae es grupo hermano de Eohypsibiidae e Hypsibiidae, mientras que en el análisis con el Fósil *Milnesium* (Figura 5.4.20) la relación es Eohypsibiidae e Hypsibiidae grupos hermanos, y este clado grupo hermano a su vez de Macrobiotidae. El análisis de *bootstrap* sólo corrobora la monofilia del orden Apochela (Figura 5.4.24).

El último análisis de simplicidad de Rachet, realizado con OUT 0 como grupo externo, ha resultado en dos árboles de consenso, uno estricto y otro *majority rule*. El estricto (Figura 5.4.25) es igual al obtenido con el Fósil Cámbrico, en el que se confirman la monofilia de los dos órdenes de Eutardigrada y la de las familias Milnesiidae, Hypsibiidae, Microhypsibiidae, Eohypsibiidae, y donde la familia Macrobiotidae no resuelve su monofilia (Figura 5.4.22 y 5.4.25). En cuanto al árbol *majority rule* con OUT 0 como grupo externo (Figura 5.4.26), y como ha sucedido con los árboles *majority rule* obtenidos con el género *Thermozodium* (Figura 5.4.24) y el Fósil Cámbrico (Figura 5.4.22) como grupo externo: (1) las familias Calohypsibiidae, Eohypsibiidae,

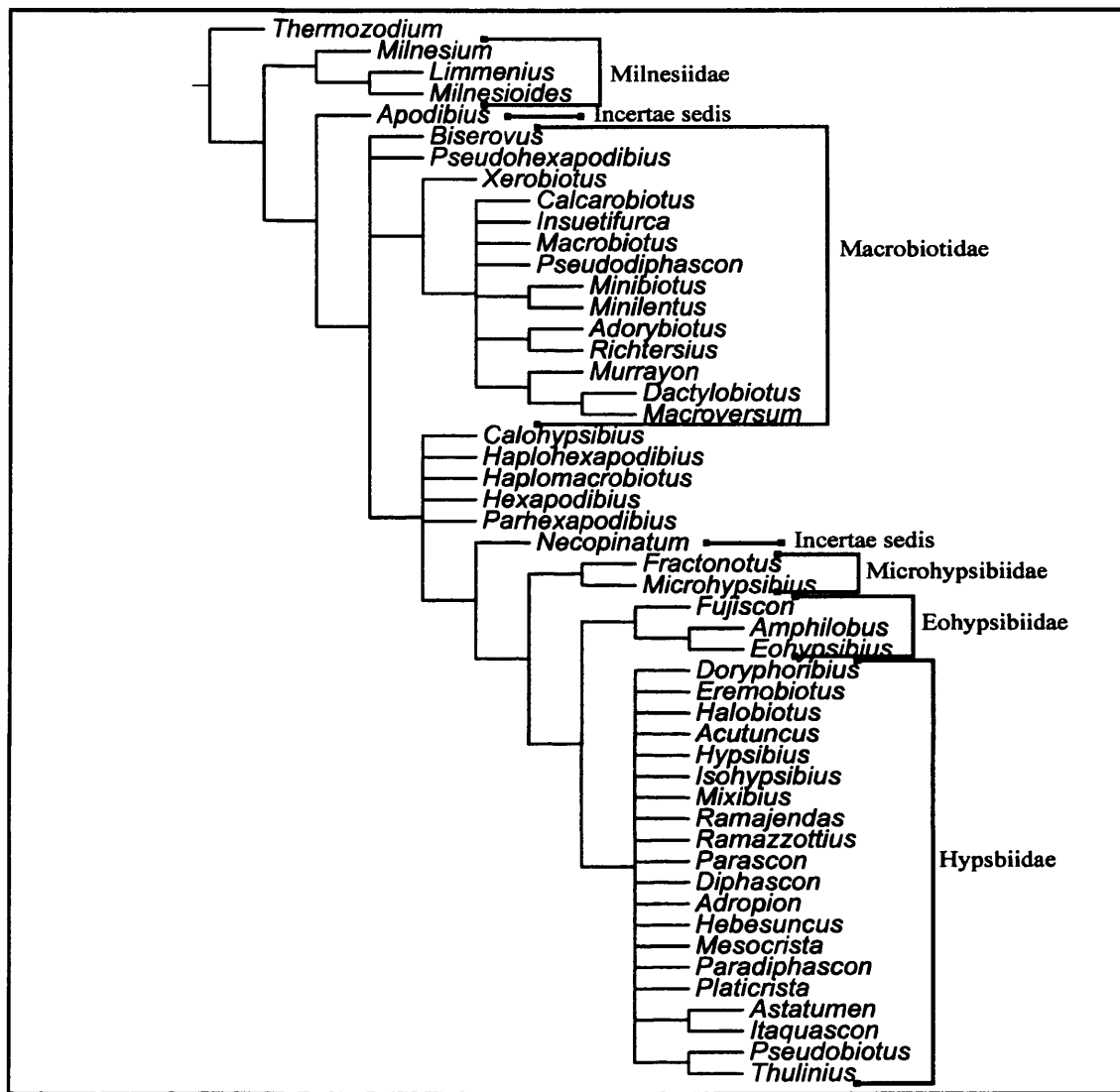


Figura 5.4.23: Árbol consenso estricto de los géneros de la clase Eutardigrada con *Thermoiodium* como grupo externo, obtenido del análisis de simplicidad de Rachet. Se indican las familias a las que pertenecen los género.

Necopinatiidae, Microhypsibiidae e Hypsibiidae forman un clado, y (2) el Clado 2 de Hypsibiidae no es monofilético (Figuras 5.4.24 y 5.4.26). El análisis de *bootstrap* sólo corrobora la monofilia de los órdenes Apochela y Parachela (Figura 5.4.26).

Las Figuras 5.4.27 y 5.4.28 representan los árboles consenso, estricto y *majority rule* respectivamente del análisis heurístico de los géneros de Eutardigrada con el Fósil *Milnesium* como grupo externo, que es el que mejores resultados ha proporcionado en este tipo de análisis. Los dos órdenes de la clase Eutardigrada mantienen su monofilia en el consenso *majority rule* (Figura 5.4.28), pero en el estricto sólo permanece como grupo monofilético el orden Parachela, y sin resolver Apochela, que presenta una politomía

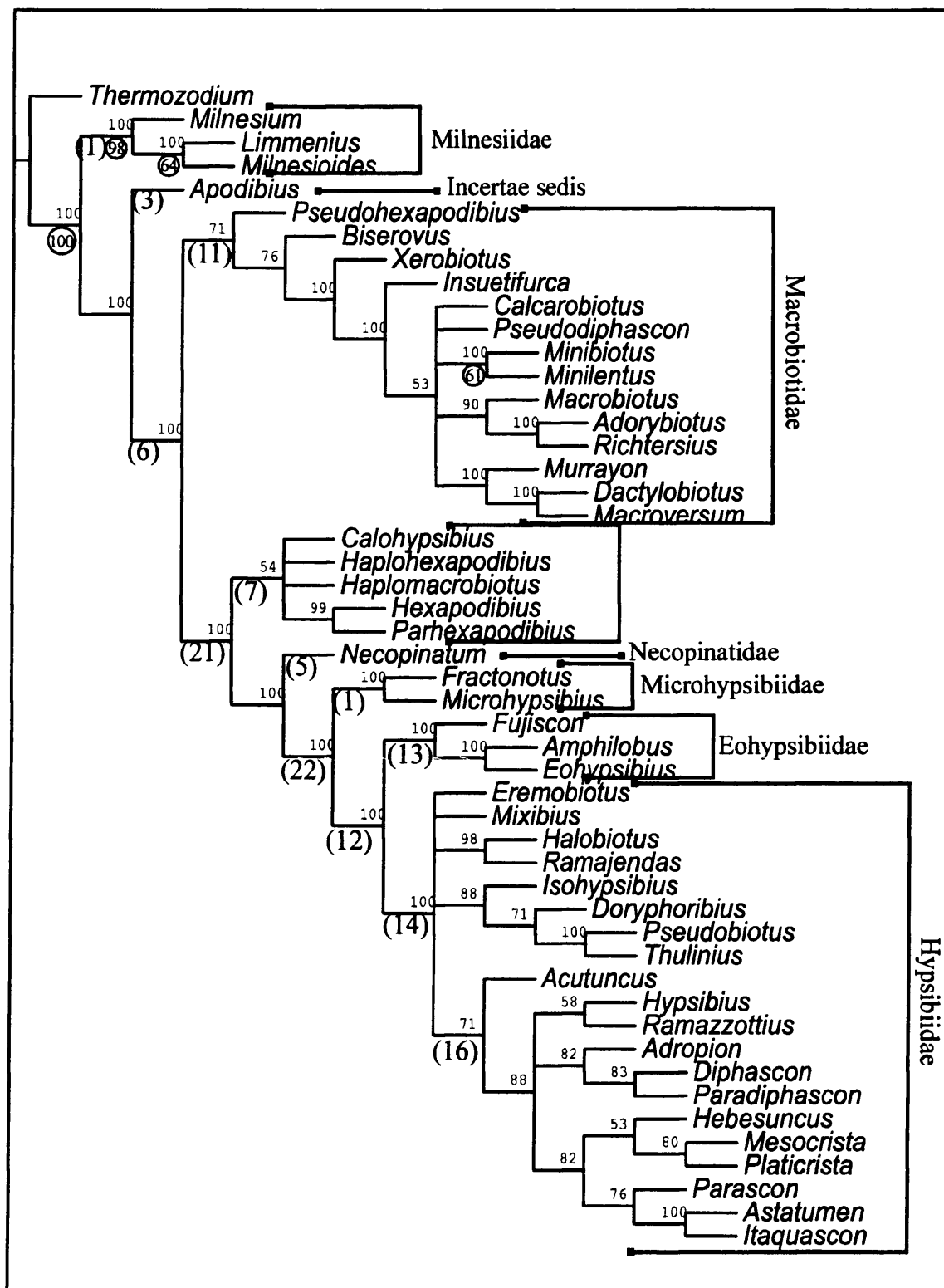


Figura 5.4.24: Árbol consenso *majority rule* de los géneros de Eutardigrada, obtenido con el análisis de simplicidad de Rachet y *Thermozodium* como grupo externo. Los números dentro de círculos indican el soporte a los clados del análisis *bootstrap*. En los nodos más basales se indica con un número entre paréntesis las características que definen esos clados; numeración (1) a (16) como en la Figura 5.4.20. (20) a (22) como en la Figura 5.4.22.

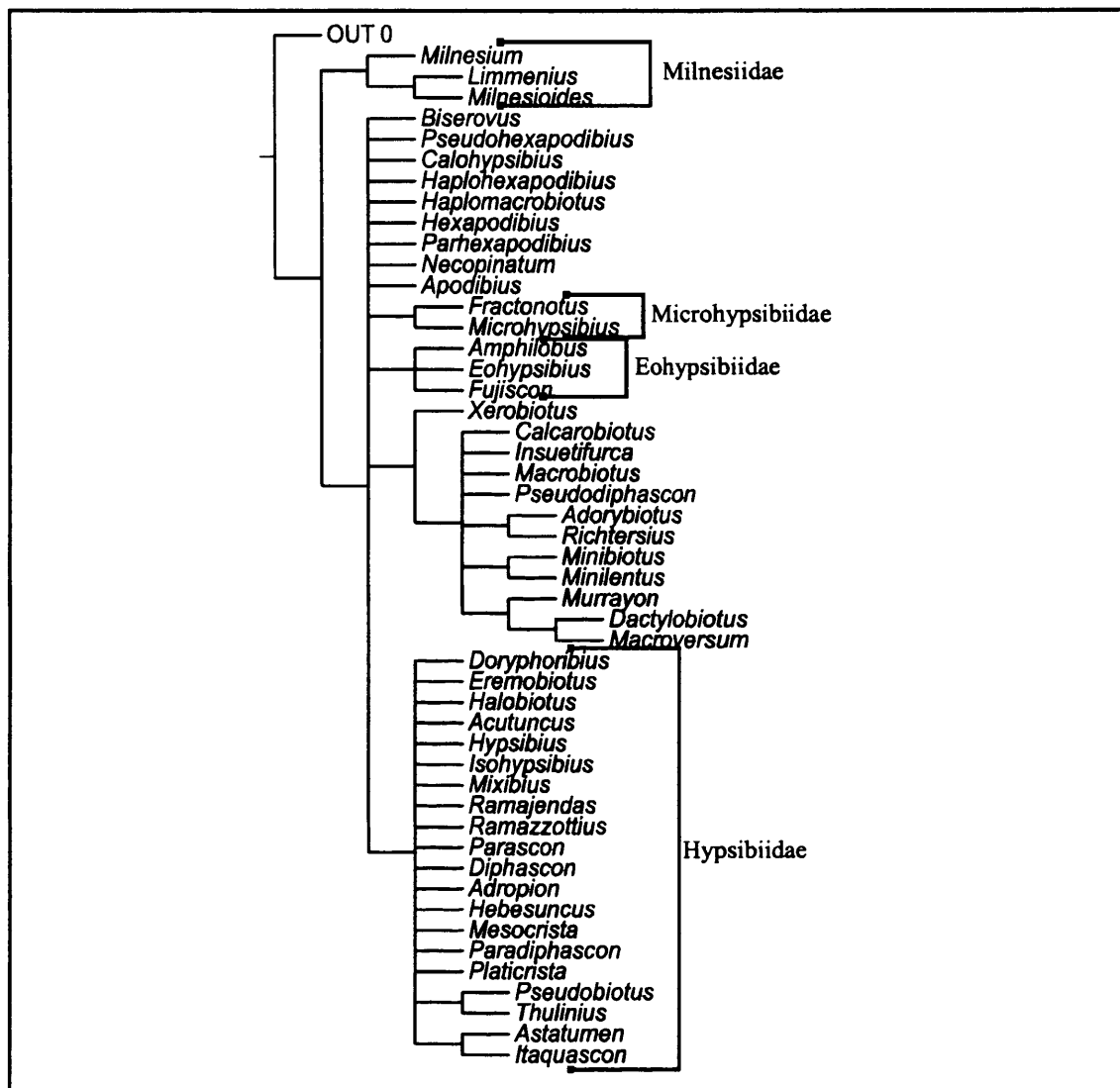


Figura 5.4.25: Árbol consenso estricto de los géneros de la clase Eutardigrada con OUT 0 como grupo externo, obtenido del análisis de simplicidad de Rachet. Se indican las familias a las que pertenecen los género.

entre el género *Milnesium* y los géneros *Milnesioides*-*Limmenius* (Figuras 5.4.27). Por tanto, la única familia que ve apoyada su monofilia es Milnesiidae y sólo en el análisis estricto (Figuras 5.4.27 y 5.4.28). En el árbol consenso *majority rule* se puede apreciar que, al igual que en el árbol *majority rule* de simplicidad Rachet, con el Fósil *Milnesium* como grupo externo, se mantiene la monofilia de los órdenes y las familias de la clase Eutardigrada. De hecho la topología entre los dos árboles es igual, excepto que el género *Mixibius* en el árbol heurístico no se incluye dentro de ninguno de los dos clados definidos dentro de Hypsibiidae, sino que forma una politomía con ellos, por presentar características de los dos grupos.

El siguiente análisis heurístico con resultados más parsimoniosos es en el que se

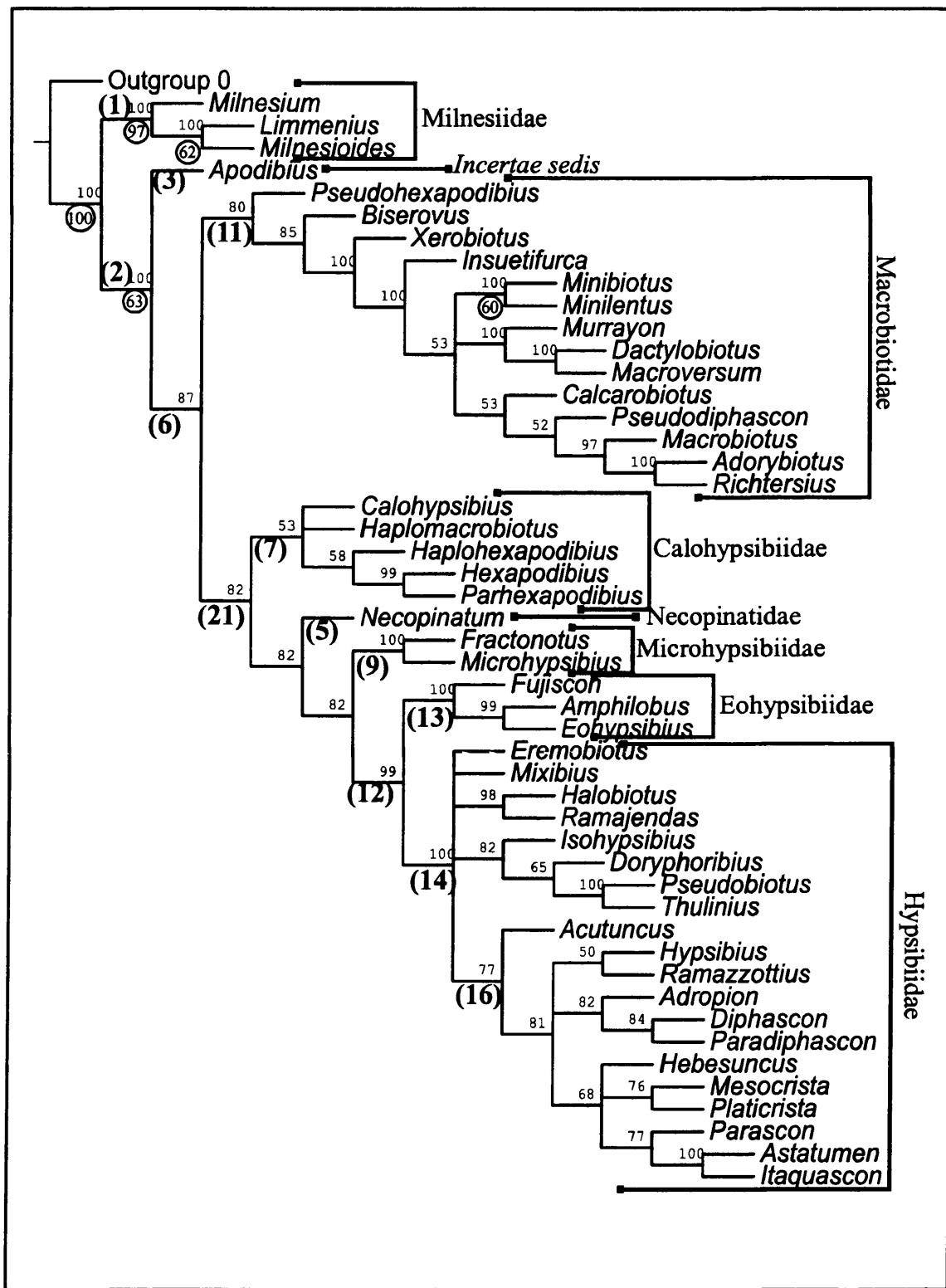


Figura 5.4.26: Árbol consenso *majority rule* de los géneros de Eutardigrada, obtenido con el análisis de simplicidad de Rachet y OUT 0 como grupo externo. En los nodos más basales se indica con un número entre paréntesis las características que definen esos clados; numeración (1) a (16) como en la Figura 5.4.20. (21) como en la Figura 5.4.22.

ha empleado el Fósil Cámbrico como grupo externo (Tabla 5.4.4). Los árboles obtenidos son iguales a los del análisis heurístico con el Fósil *Milnesium* como grupo externo (Figura 5.4.28) y con el análisis de simplicidad de Rachet con el Fósil *Milnesium* como grupo externo (Figura 5.4.20). Al igual que en el análisis anterior, el género *Mixibius* no está dentro de ninguno de los dos clados definidos dentro de Hypsibiidae en el análisis de simplicidad de Rachet con el Fósil *Milnesium*, sino que forma una politomía con ellos, por presentar características de los dos grupos.

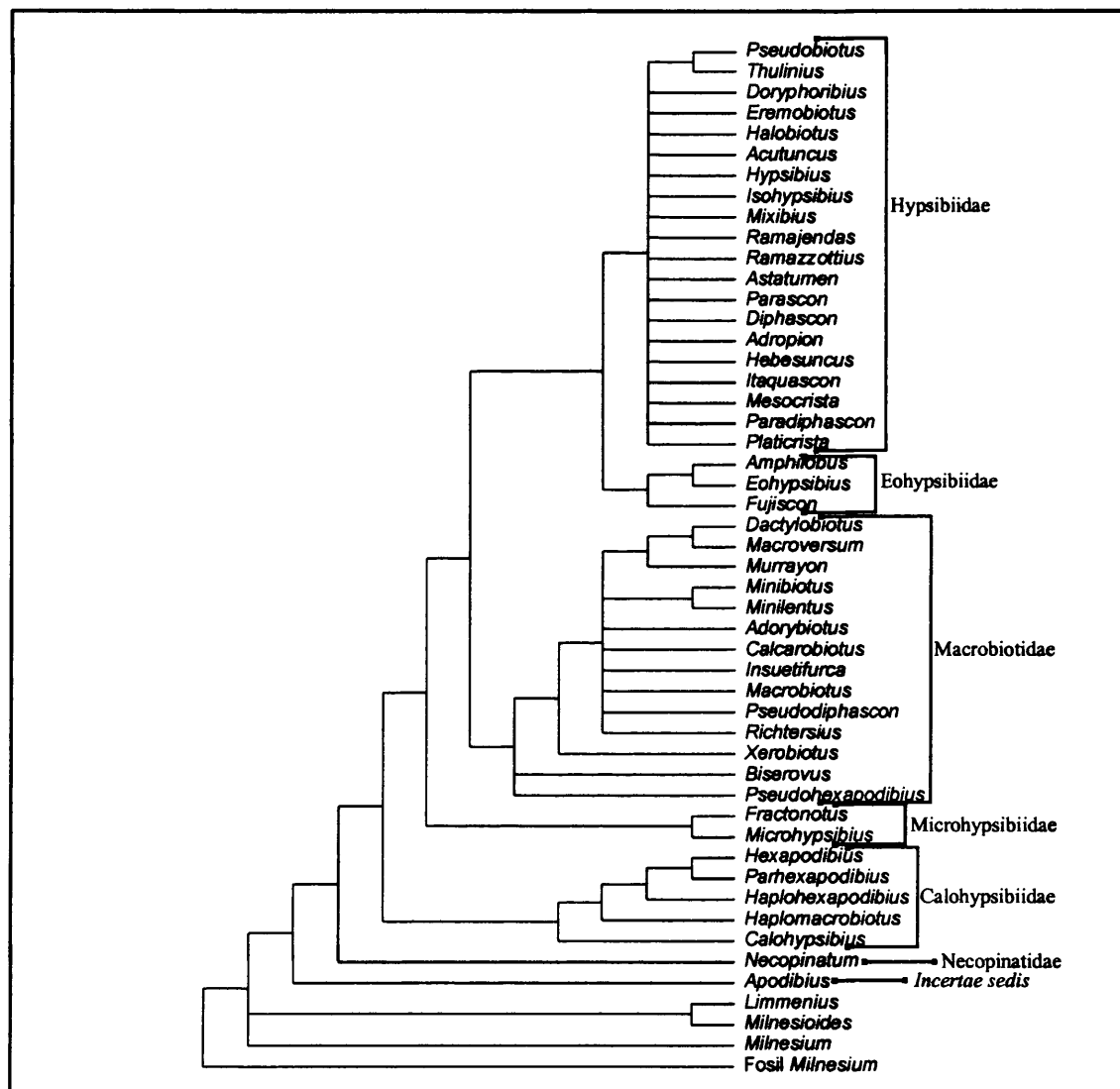


Figura 5.4.27: Árbol consenso estricto de los géneros de la clase Eutardigrada con el Fósil *Milnesium* como grupo externo, obtenido del análisis heurístico. Se indican las familias a las que pertenecen los género.

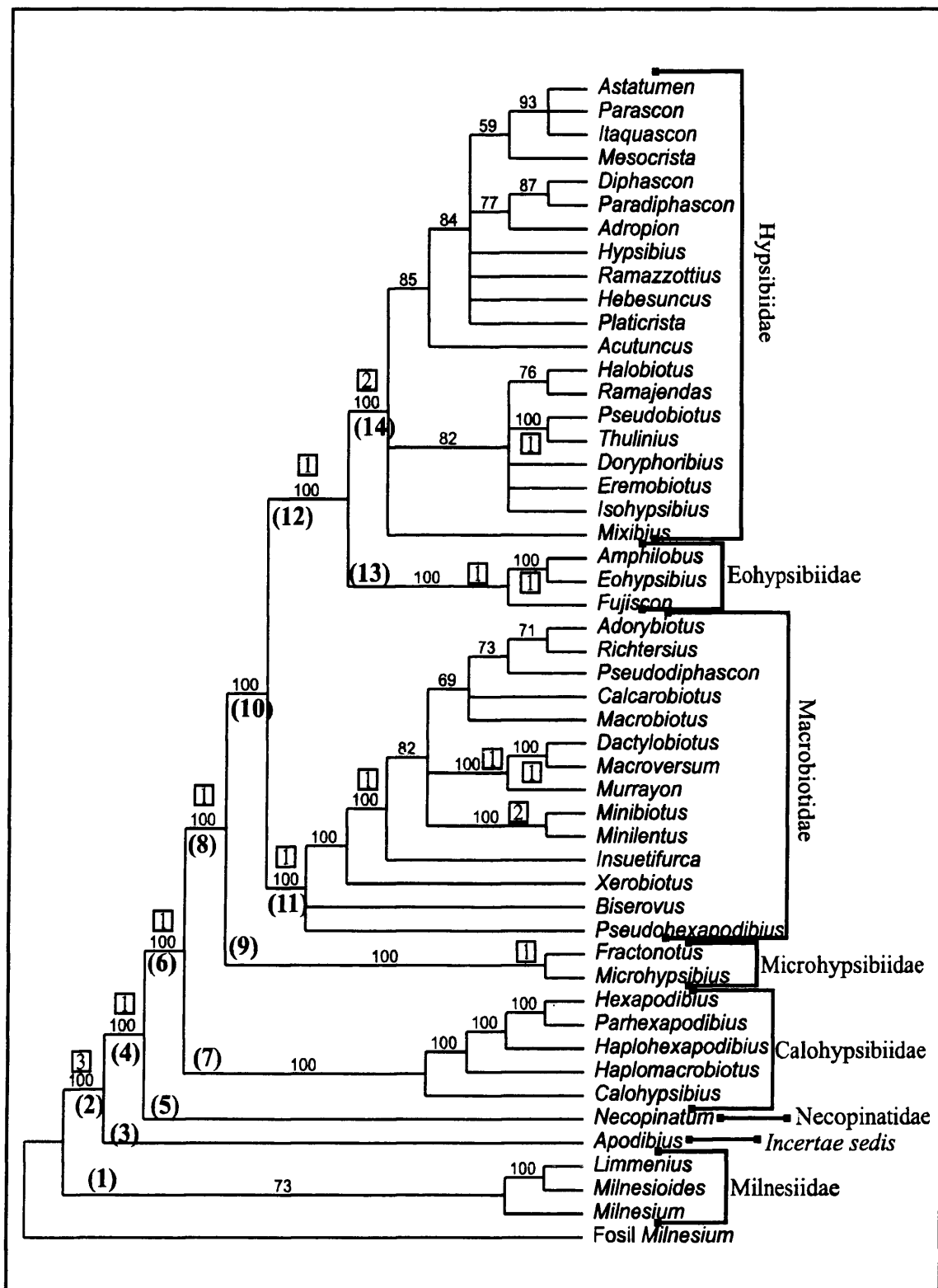


Figura 5.4.28: Árbol consenso *majority rule* de los géneros de Eutardigrada, obtenido con el análisis heurístico y el Fósil *Milnesium* como grupo externo. Los números dentro de un recuadro indican el apoyo de Bremer. En los nodos más basales se indica con un número entre paréntesis las características que definen esos clados; numeración (1) a (16) como en la Figura 5.4.20.

Los otros dos análisis heurísticos, con el género *Thermozodium* y con OUT 0 como grupos externos (Figuras 5.4.29, 5.4.30, 5.4.31 y 5.4.32), tienen resultados muy parecidos entre sí y con los árboles obtenidos con la simplicidad de Ratchet con el género *Thermozodium* y con OUT 0 como grupos externos (Figuras 5.4.24 y 5.4.26). Las Figuras 5.4.29 y 5.4.30 representan los árboles consenso estricto y *majority rule*, respectivamente, construidos con el análisis con el género *Thermozodium*. El árbol estricto sólo confirma la monofilia de los dos órdenes de Eutardigrada, y la de las familias Milnesiidae, Hypsibiidae, Eohypsibiidae, Necopinatidae y Microhypsibiidae (Figura 5.4.29). El árbol consenso *majority rule* resultado del análisis heurístico con *Thermozodium* presenta una topología y distribución de los taxones prácticamente igual

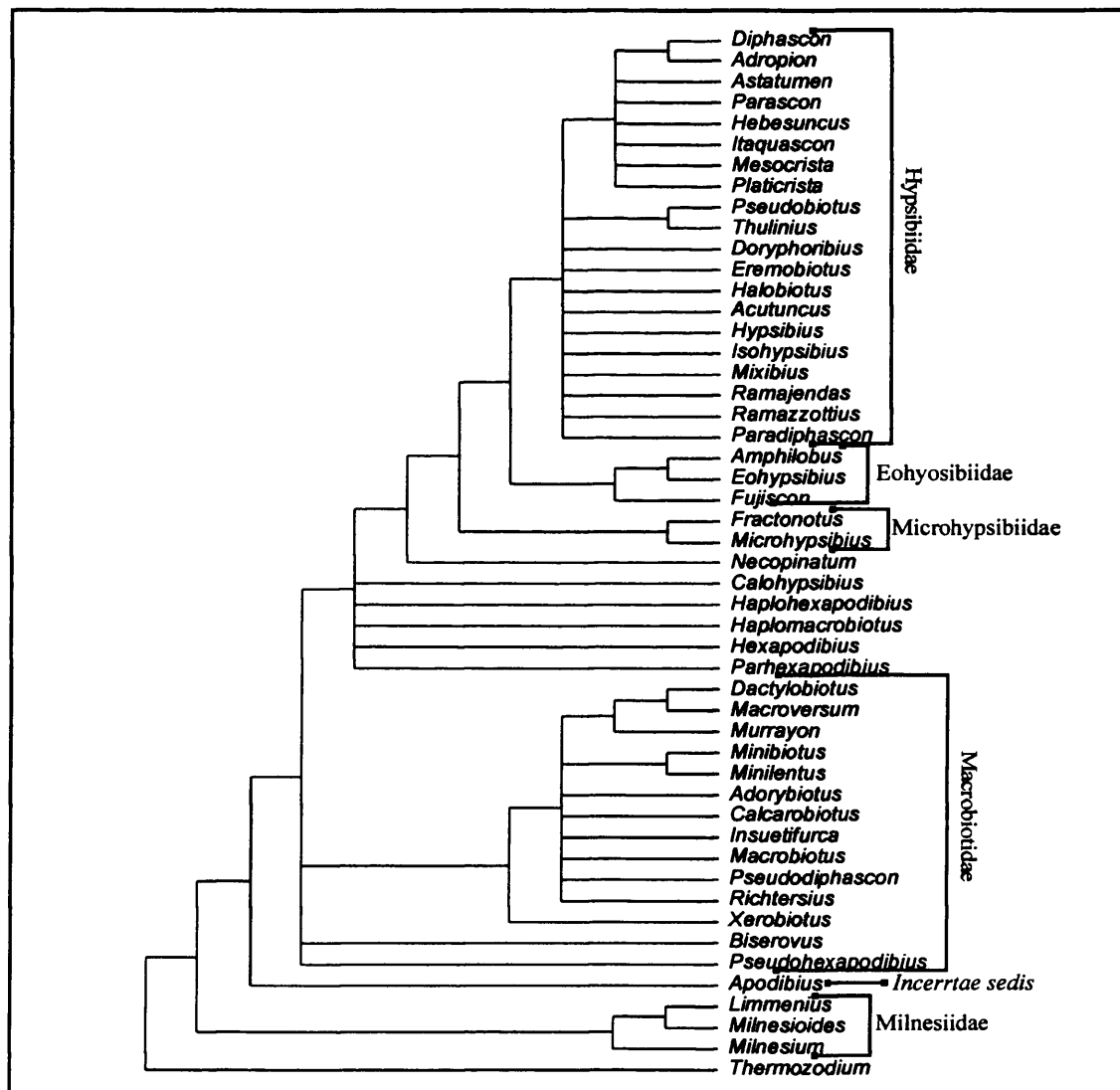


Figura 5.4.29: Árbol consenso estricto de los géneros de la clase Eutardigrada con *Thermozodium* como grupo externo, obtenido del análisis heurístico. Se indican las familias a las que pertenecen los género.

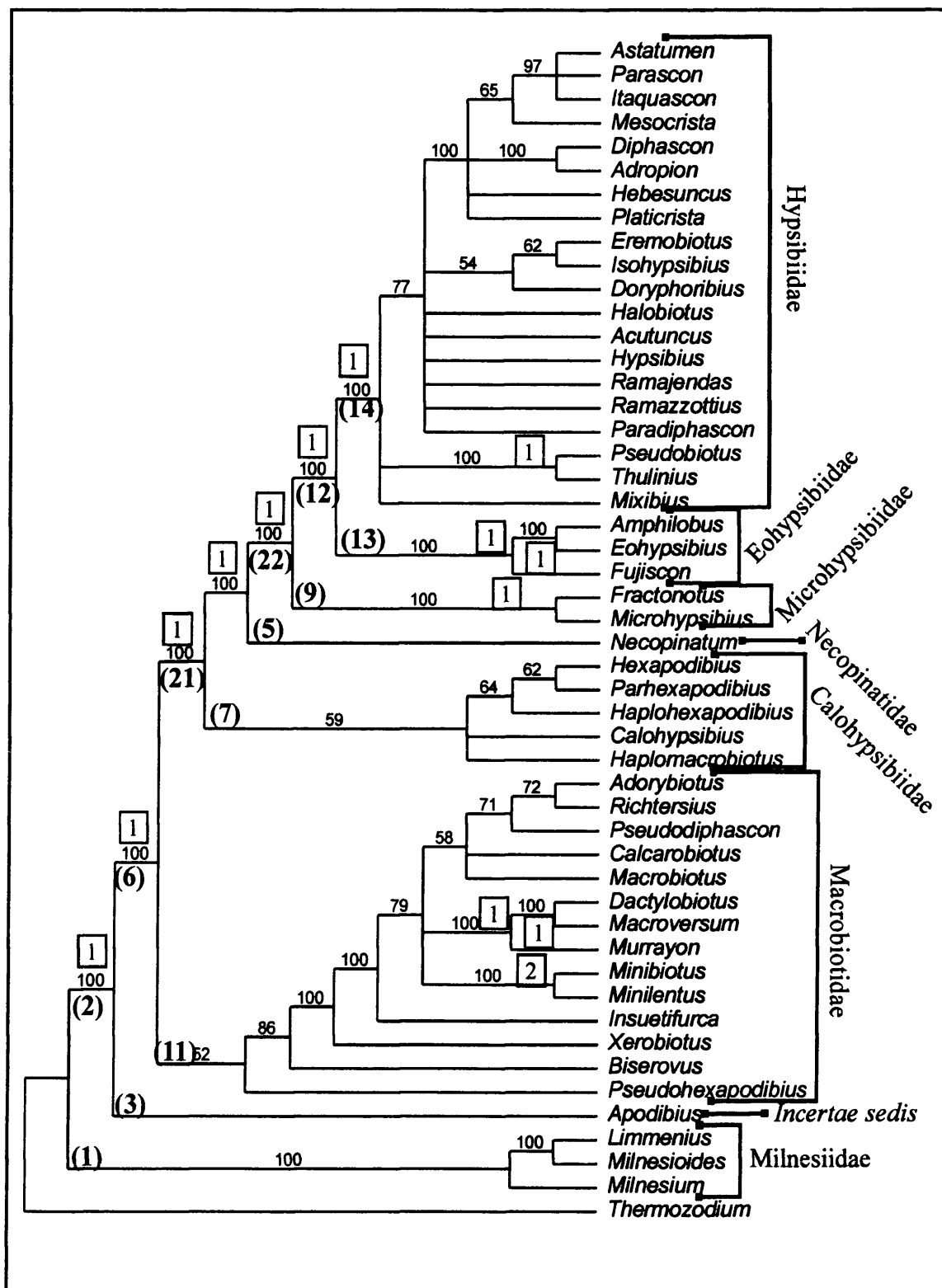


Figura 5.4.30: Árbol consenso *majority rule* de los géneros de Eutardigrada, obtenido con el análisis heurístico y *Thermozodium* como grupo externo. Los números dentro de un recuadro indican el apoyo de Bremer. En los nodos más basales se indica con un número entre paréntesis las características que definen esos clados; numeración (1) a (16) como en la Figura 5.4.20; (20) a (22) como en la Figura 5.4.22.

que en el análisis de simplicidad de Rachet con el Fósil *Milnesium* como grupo externo (Figuras 5.4.20). Así se confirma la monofilia de los órdenes y las familias de Eutardigrada, pero se define un clado con las familias con las diplouñas simétricas, Macrobiotidae, y otro clado con los representantes con las diplouñas asimétricas, Necopinatidae, Calohypsibiidae, Microhypsibiidae, Eohypsibiidae e Hypsibiidae (Figura 5.4.30). Además, dentro de la familia Hypsibiidae tampoco aparecen las dos subfamilias como grupos monofiléticos, ni se forman los clados descritos en el árbol del análisis de Rachet con el Fósil *Milnesium* (Figura 5.4.20). Los árboles consenso resultado del análisis con OUT 0, estricto y *majority rule* (Figuras 5.4.31 y 5.4.32, respectivamente), son similares a los obtenidos en el análisis con *Thermozodium*.

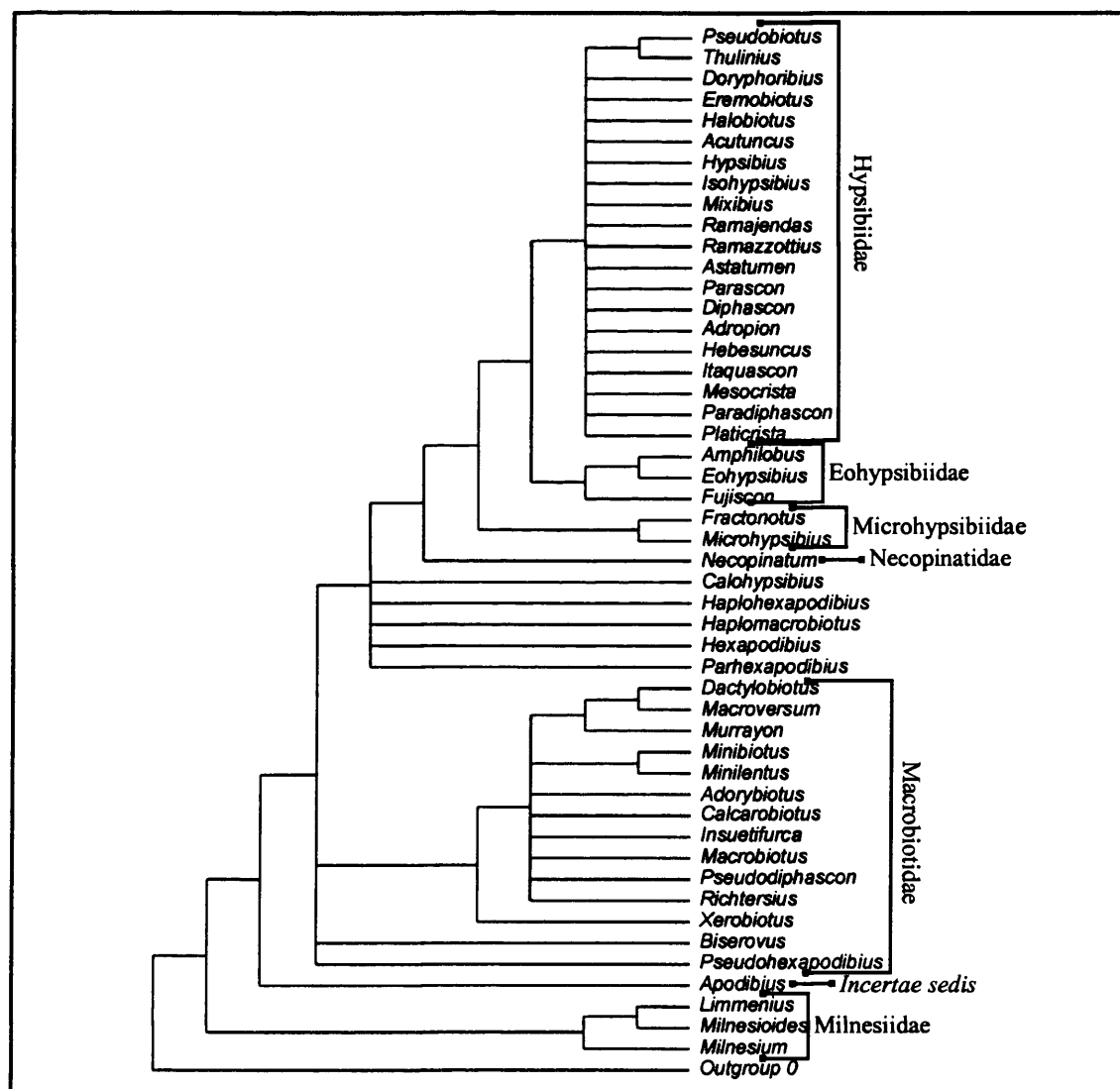


Figura 5.4.31: Árbol consenso estricto de los géneros de la clase Eutardigrada con OUT 0 como grupo externo, obtenido del análisis heurístico. Se indican las familias a las que pertenecen los género.

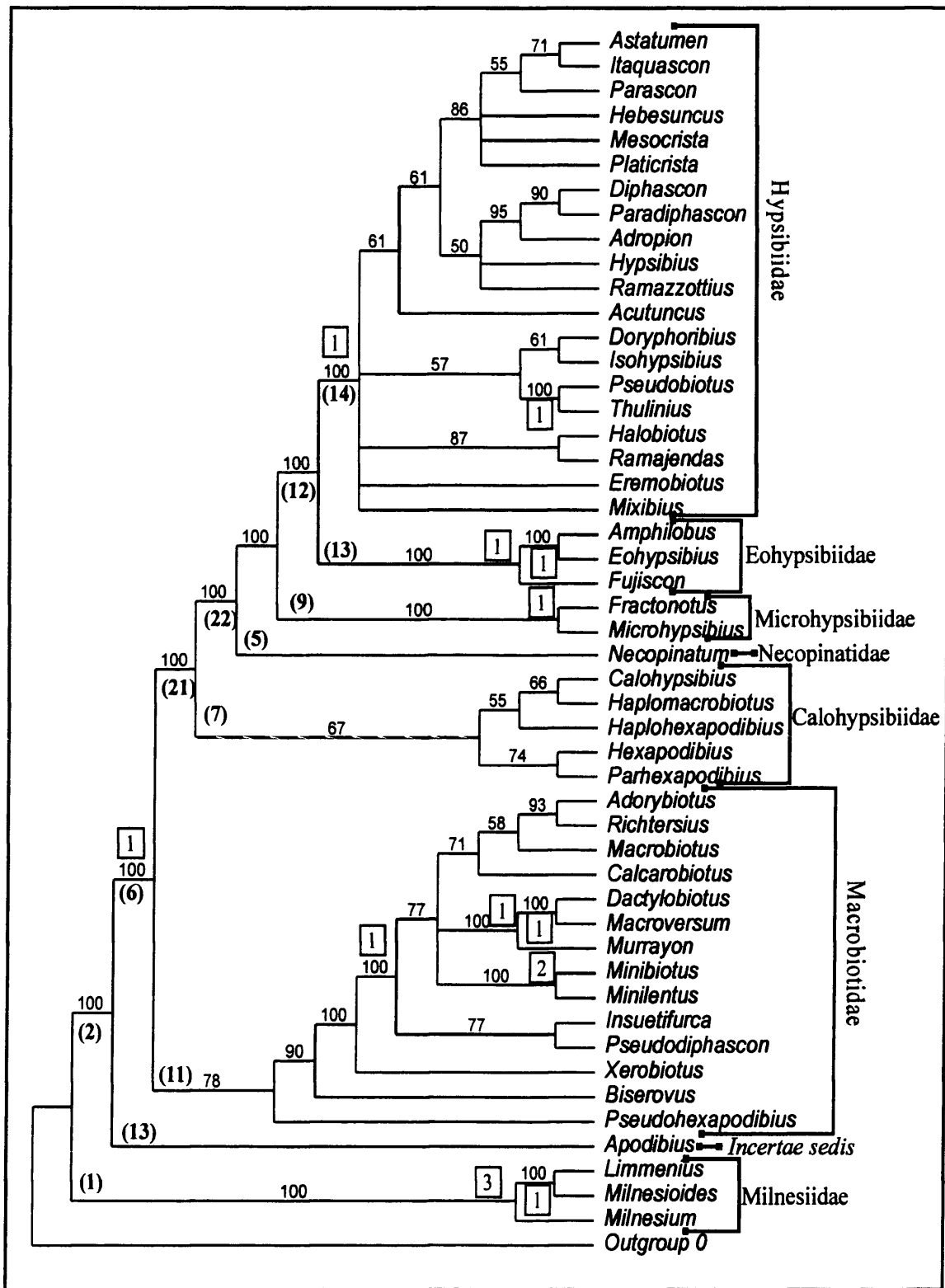


Figura 5.4.32: Árbol consenso *majority rule* de los géneros de Eutardigrada, obtenido con el análisis heurístico y OUT 0 como grupo externo. Los números dentro de un recuadro indican el apoyo de Bremer. En los nodos más basales se indica con un número entre paréntesis las características que definen esos clados; numeración (1) a (16) como en la Figura 5.4.20; (20) a (22) como en la Figura 5.4.22.

Los análisis realizados mediante inferencia Bayesiana con los cuatro grupos externos han resultado en cuatro árboles consenso *majority rule* cuyas representaciones y gráficas de los valores de verosimilitud en cada generación o iteración se presentan en las Figuras 5.4.33 a 5.4.40. En las gráficas de los valores de verosimilitud se puede observar que el número de árboles que se utilizan con cada uno de los análisis son: 4.900.000, 4.500.000, 4.400.000 y 4.999.000 para los análisis con el Fósil *Milnesium*, con *Thermozodium*, con el Fósil Cámbrico y con OUT 0 como grupos externos respectivamente (Figuras 5.4.33, 5.4.34, 5.4.35 y 5.4.36). Ninguno de los árboles está muy resuelto y coinciden en las relaciones, aunque presentan algunas diferencias. Los realizados con el género *Thermozodium*, el Fósil Cámbrico y OUT 0 sustentan con altos valores de probabilidad la monofilia de los órdenes Apochela y Parachela (Figuras 5.4.38, 5.4.39 y 5.4.40), no así el obtenido con el Fósil *Milnesium* (Figura 5.4.37), donde la monofilia del orden Apochela no se ve apoyada. Los árboles obtenidos con el género *Thermozodium*, Fósil Cámbrico y OUT 0 (Figuras 5.4.38, 5.4.39 y 5.4.40) proponen al género *Apodibius* como grupo hermano basal del resto de los géneros de Parachela, como sucede en todos los árboles obtenidos con los análisis de parsimonia,

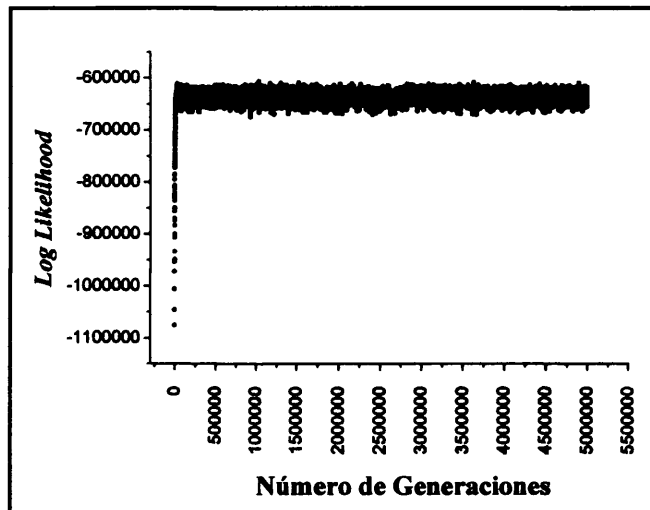


Figura 5.4.33: Gráfica de los valores de verosimilitud frente al número de generaciones, obtenidas con el análisis bayesiano de los géneros de Eutardigrada con el Fósil *Milnesium* como grupo externo.

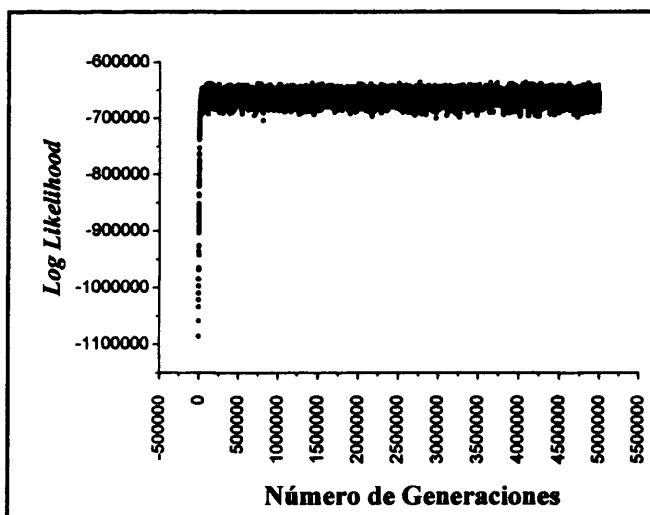


Figura 5.4.34: Gráfica de los valores de verosimilitud frente al número de generaciones, obtenidas con el análisis bayesiano de los géneros de Eutardigrada con *Thermozodium* como grupo externo.

mientras que en el árbol con el Fósil *Milnesium* (Figura 5.4.37) se incluye dentro de la politomia que contiene los géneros del orden Parachela. Los cuatro análisis Bayesianos (Figuras 5.4.38, 5.4.39 y 5.4.40) presentan, con distintos valores de probabilidad, como grupos monofiléticos a la familia Hypsibiidae y Eohypsibiidae, y el análisis con el Fósil Cámbrico además a la familia Macrobiotidae (Figura 5.4.39).

Entre los árboles más resueltos, o que presentan mejores índices (el árbol consenso *majority rule* del análisis de simplicidad de Rachet con el Fósil *Milnesium* como grupo externo (Figura 5.4.20), y los cuatro árboles consenso *majority rule* de los análisis Bayesianos (Figuras 5.4.37, 5.4.38, 5.4.39 y 5.4.40) son varios los caracteres

que representan sinapomorfias que definen distintos grupos monofiléticos. En el árbol consenso *majority rule* del análisis Rachet (Figura 5.4.20) se diferencian los dos órdenes de la clase Eutardigrada: (1) el orden Apochela, por la presencia de papilas laterales y bucales (Figura 4.6.1), una furca de los estiletes tipo *milnesium* (Figura 4.6.3), las ramas principal y secundaria de las diplouñas separadas (Figura 4.6.6) y la rama secundaria bi o tripartida (Figura 4.6.7 D), todas ellas sinapomorfias para el orden Apochela, y (2) el orden Parachela, por tener diplouñas con algún tipo de conexión entre sus ramas (Figura

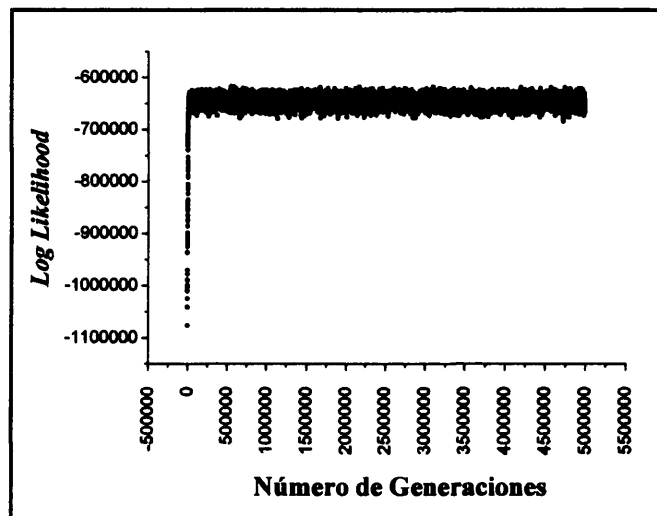


Figura 5.4.35: Gráfica de los valores de verosimilitud frente al número de generaciones, obtenidas con el análisis bayesiano de los géneros de Eutardigrada con el Fósil Cámbrico como grupo externo.

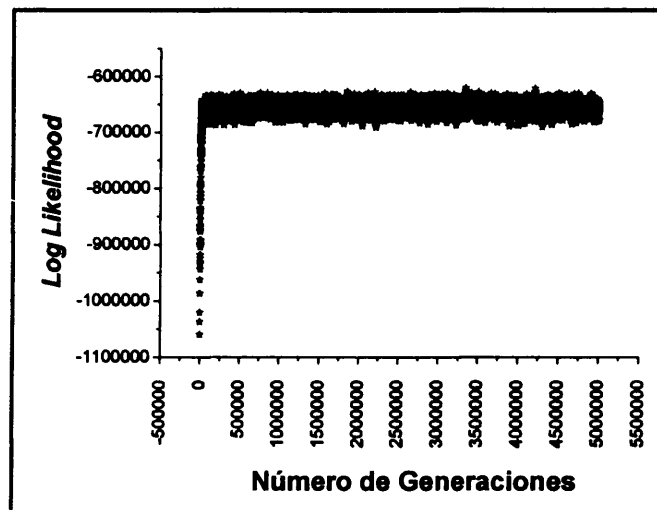


Figura 5.4.36: Gráfica de los valores de verosimilitud frente al número de generaciones, obtenidas con el análisis bayesiano de los géneros de Eutardigrada con OUT 0 como grupo externo.

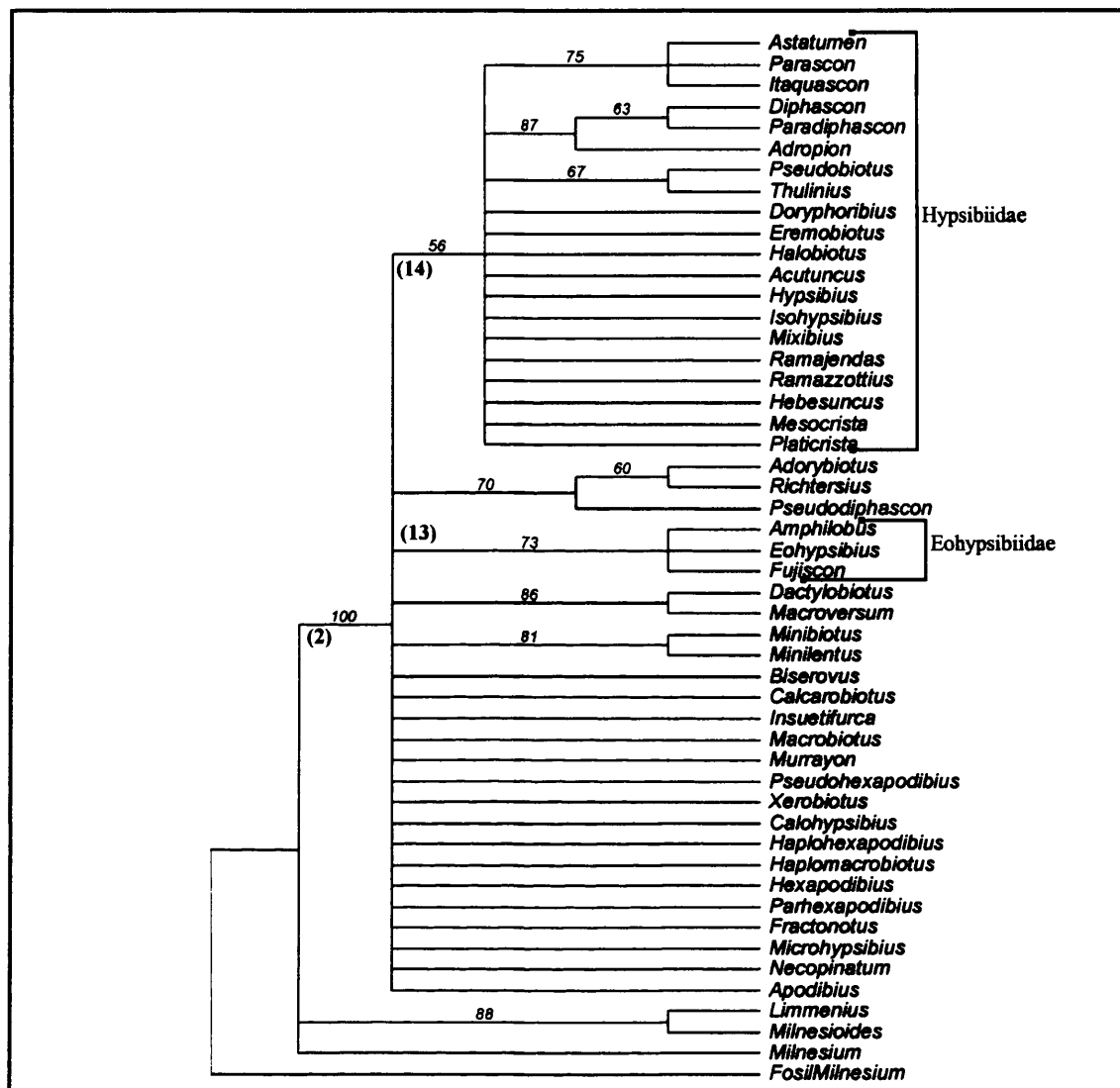


Figura 5.4.37: Árbol consenso *majority rule* de los géneros de la clase Eutardigrada con el Fósil *Milnesium* como grupo externo, obtenido del análisis de simplicidad de Rachet. En los nodos más basales se indica con un número entre paréntesis las características que definen esos clados; numeración (1) a (16) como en la Figura 5.4.20.

4.6.6) y no presentar papilas, sinapomorfia del orden Parachela. La familia Milnesiidae (orden Apochela) se define de la misma forma que el orden al que pertenece. El orden Parachela engloba distintos linajes independientes como aquellos géneros que no tienen uñas, soportados por una sinapomorfia propia del género *Apodibius* y los que sí tienen (el resto de los géneros del orden Parachela). El siguiente grupo se diferencia por tener uñas con forma de pinza (Figura 4.6.7 K), Necopinatidae. El clado con los géneros que tienen diplouñas se divide por características de las mismas (Figura 4.6.7 N): (1) diplouñas asimétricas sin tramo común, es decir, diplouñas tipo *calohypsibius* (sinapomorfia de la familia Calohypsibiidae), (2) diplouñas asimétricas con la rama principal formando un

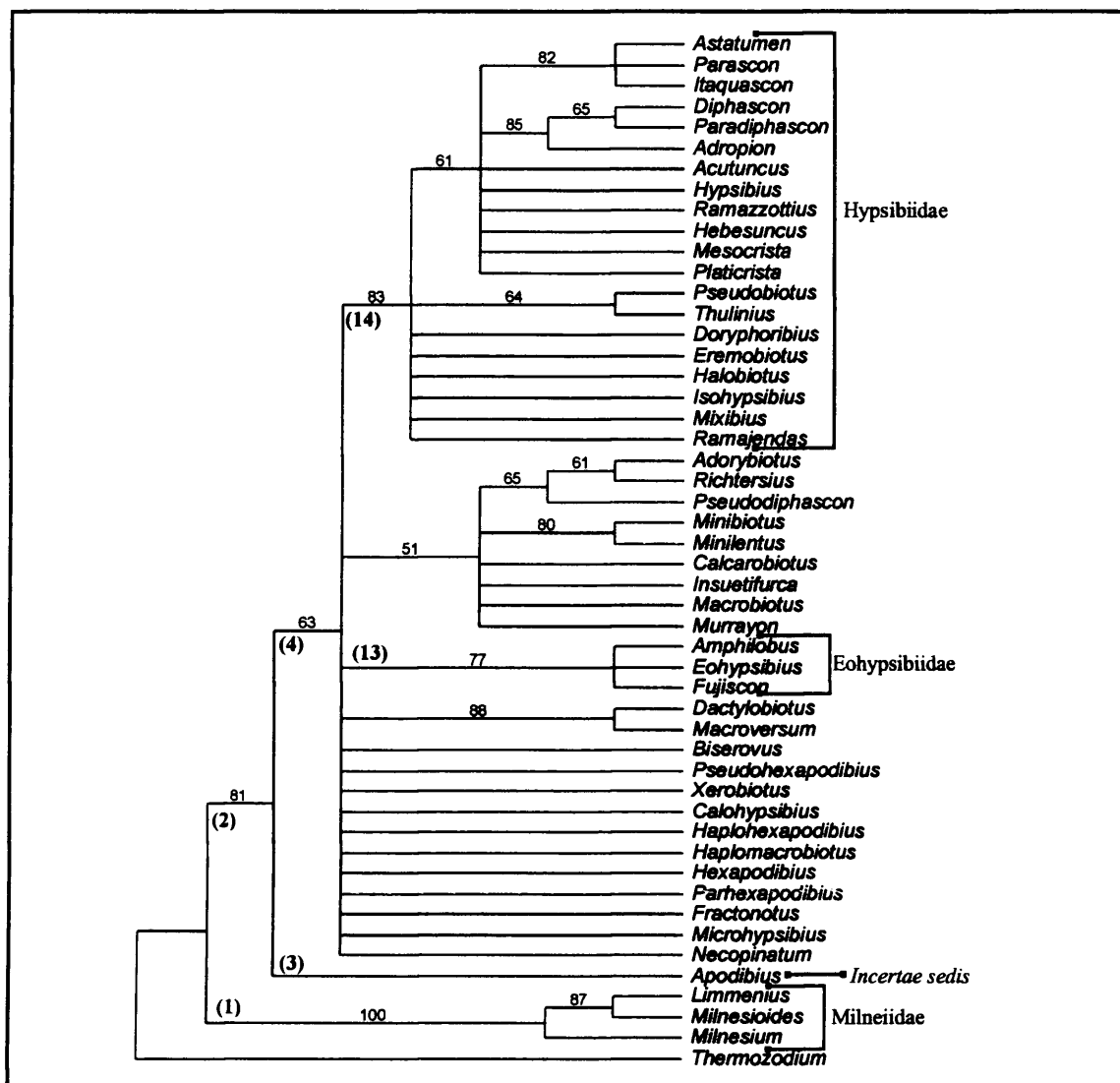


Figura 5.4.38: Árbol consenso *majority rule* de los géneros de la clase Eutardigrada con *ThermoZodium* como grupo externo, obtenido del análisis de simplicidad de Ratchet. En los nodos más basales se indica con un número entre paréntesis las características que definen esos clados; numeración (1) a (16) como en la Figura 5.4.20.

continuo con el tramo común (sinapomorfia de la familia Microhypsibiidae), (3) diplouñas simétricas (sinapomorfia de la familia Macrobiotidae), (4) diplouñas asimétricas con tabique entre las tres partes de la diplouña (sinapomorfia de la familia Eohypsibiidae), y (5) diplouñas asimétricas con conexión flexible entre las ramas principal y secundaria (sinapomorfia de la familia Hypsibiidae). Los clados dentro de las familias se distinguen por características tanto de los órganos sensoriales (por ejemplo, el anillo de cutícula arrugada que define a *Diphascacon*, *Paradipascacon* y *Adropion*), como otras características de las diplouñas (por ejemplo la presencia de pedúnculo en los géneros *Insuetifurca*, *Minibiotus*, *Minilentus*, *Murrayon*, *Dactylobiotus*, *Macroversum*, *Calcarobiotus*,

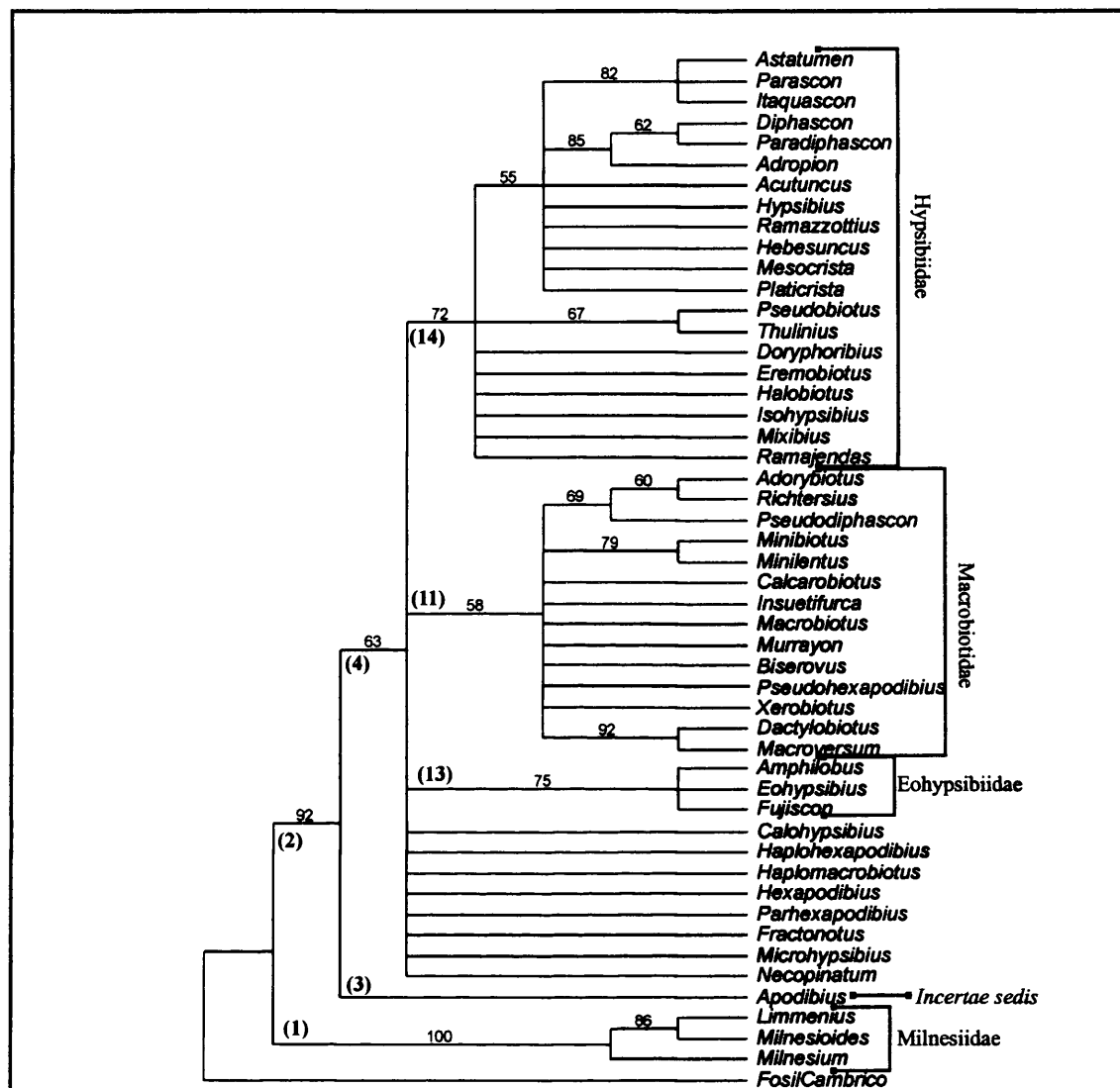


Figura 5.4.39: Árbol consenso *majority rule* de los géneros de la clase Eutardigrada con el Fósil Cámbrico como grupo externo, obtenido del análisis de simplicidad de Rachet. En los nodos más basales se indica con un número entre paréntesis las características que definen esos clados; numeración (1) a (16) como en la Figura 5.4.20.

Pseudodiphascon, *Macrobiotus*, *Adorybiotus* y *Richtersius*), de la cutícula (por ejemplo, el clado formado por *Murrayon*, *Dactylobiotus* y *Macroversum*, que se establece por la presencia de *pillars* en la cutícula) o del aparato bucofaringeo (por ejemplo, la presencia de AIME con forma de anillo plano en el clado *Mesocrista*, *Platicrista*, *Parascon*, *Astatumen* e *Itaquascon*). Los clados obtenidos en el análisis Bayesiano (Figuras 5.4.37, 5.4.38, 5.4.39 y 5.4.40) se definen exactamente por los mismos caracteres que en el análisis de simplicidad de Rachet con el Fósil *Milnesium* (Figura 5.4.20), salvo que en el primer análisis los árboles están muy poco resueltos.

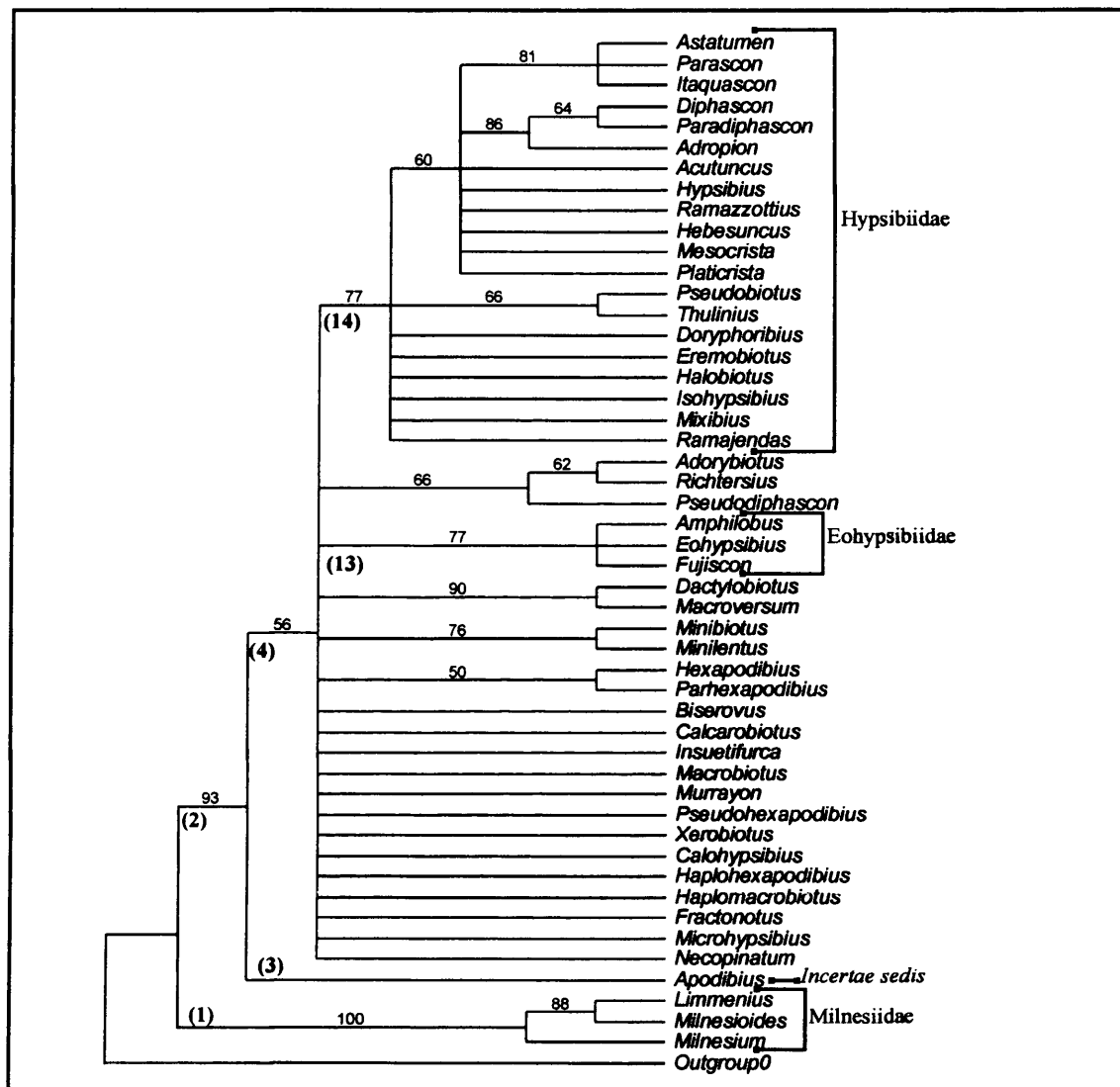


Figura 5.4.40: Árbol consenso *majority rule* de los géneros de la clase Eutardigrada con OUT 0 como grupo externo, obtenido del análisis de simplicidad de Rachet. En los nodos más basales se indica con un número entre paréntesis las características que definen esos clados; numeración (1) a (16) como en la Figura 5.4.20.

Los caracteres que hacen referencia a los órganos sensoriales (caracteres 2 al 10; Tabla 4.6.5) son en ocasiones convergentes (órganos sensoriales con forma de judía, *papulae*, órganos sensoriales elípticos dorsolaterales y lamelas), presentan reversiones (lamelas), o son apomórficos (por ejemplo, las papilas laterales o el anillo de cutícula arrugada alrededor de la boca; Tablas 4.6.5 y 5.4.6). Los caracteres del aparato bucofaringeo (caracteres 11 al 16; Tabla 4.6.5) presentan convergencias y reversiones (tipo de aparato bucofaringeo, furca de los estiletes, AIME, presencia de lámina ventral y contenido del bulbo faríngeo), o son autapomorfias (ausencia de soporte de los estiletes) (Tabla 5.4.6). Los de las diplouñas, aunque también pueden presentar convergencias y

reversiones (presencia de tramo común, forma de los márgenes de las lúnulas, tipo de ángulo entre las ramas de las diplouñas), representan con sinapomorfias (simetría de las diplouñas, presencia de tabiques en las diplouñas, presencia de una banda cuticular que une las dos diplouñas de una misma pata, presencia de pedúnculo en las uñas, rama secundaria bi o tripartida, etc.), o autapomorfias (presencia de ganchos laterales en las diplouñas, diplouñas con forma de pinza o de gránulos vestigiales o estructuras cuticulares sustituyendo las lúnulas de las uñas internas) (Tabla 4.6.5 y 5.4.6). Finalmente, otros caracteres homoplásicos son el tipo de huevos (carácter 36; Tabla 4.6.5) o la reducción en el tamaño de las patas (carácter 34; Tabla 4.6.5). Curiosamente, los caracteres sinapomórficos o apomórficos según los árboles propuestos no siempre son los que siempre aparecen en todos los *cliques* del análisis de compatibilidad (Tablas 5.4.2 y 5.4.7).

Los análisis de NJ con los géneros de la clase Eutardigrada han dado como resultado dos tipos de topologías: por un lado la obtenida utilizando como grupos externos el Fósil *Milnesium*, el género *Thermozodium* y OUT 0 (Figuras 5.4.41, 5.4.42 y 5.4.43) y, por otro lado, la resultante al usar el Fósil Cámbrico (Figuras 5.4.44), variando fundamentalmente en la posición de ciertos grupos unidos por ramas muy cortas. En los dos tipos de topologías se confirma la existencia de los órdenes de la clase Eutardigrada, Apochela y Parachela, así como la de todas las familias, Milnesiidae, Hypsibiidae, Microhypsibiidae, Necopinatiidae, Eohypsibiidae, Macrobiotidae y Calohypsibiidae. A diferencia de lo que ocurre con los resultados filogenéticos, el género *Apodibius* no es un grupo independiente sino que forma parte del grupo donde se integran todos los géneros de la familia Macrobiotidae, junto al género *Pseudohesapodibius*, ambos en posición basal. Además, dentro de la familia Hypsibiidae se reconocen las dos subfamilias, Hypsibiinae e Itaquasconinae como grupos independientes, con la salvedad de que el género *Ramazzottius* aparece en posición basal a los géneros de Itaquasconinae, y no en Hypsibiinae, como ocurre en sus adscripciones taxonómicas. En la primera topología (Figuras 5.4.41, 5.4.42 y 5.4.43) las familias Hypsibiidae, Eohypsibiidae, Calohypsibiidae, Microhypsibiidae y Necopinatiidae forman un grupo, mientras que en la segunda topología (Figura 5.4.44), Calohypsibiidae está junto a Macrobiotidae + *Apodibius*. Los análisis *bootstrap*-NJ realizados únicamente corroboran la existencia de los dos órdenes de la clase Eutardigrada y de la familia Microhypsibiidae en los cuatro

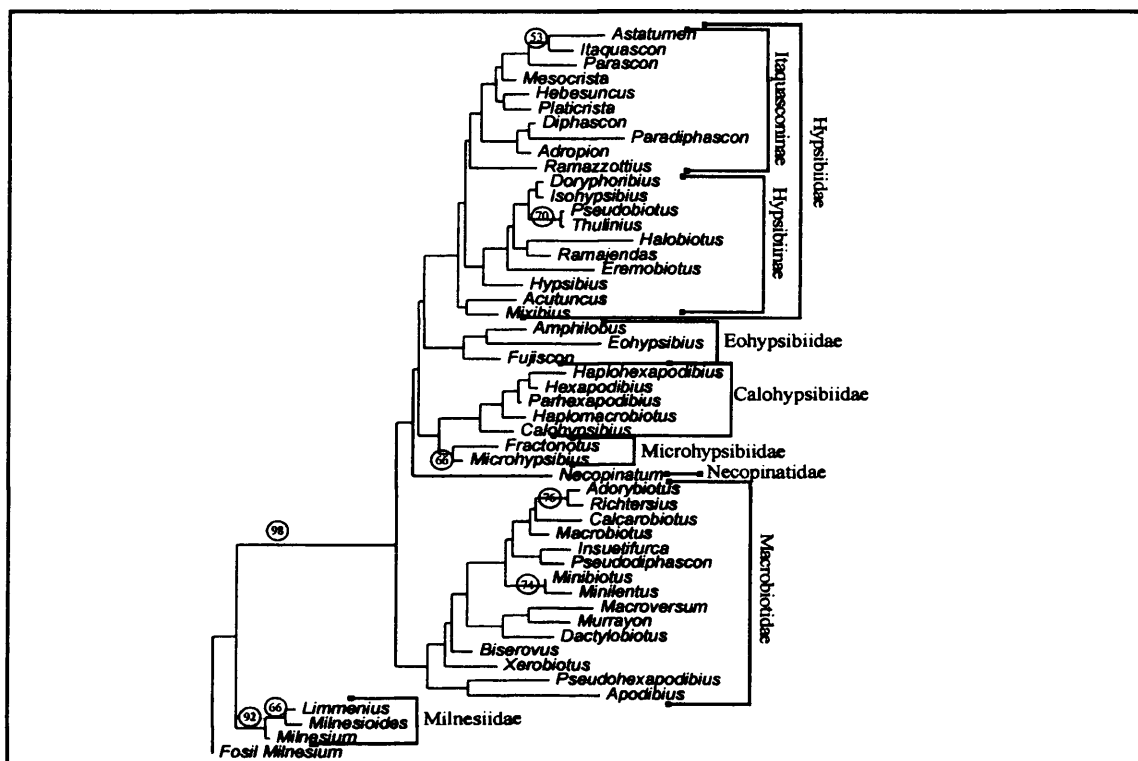


Figura 5.4.41: Árbol obtenido con el análisis NJ de los géneros de la clase Eutardigrada con el Fósil *Milnesium* como grupo externo. Los números dentro de círculos indican el soporte del análisis *bootstrap*.

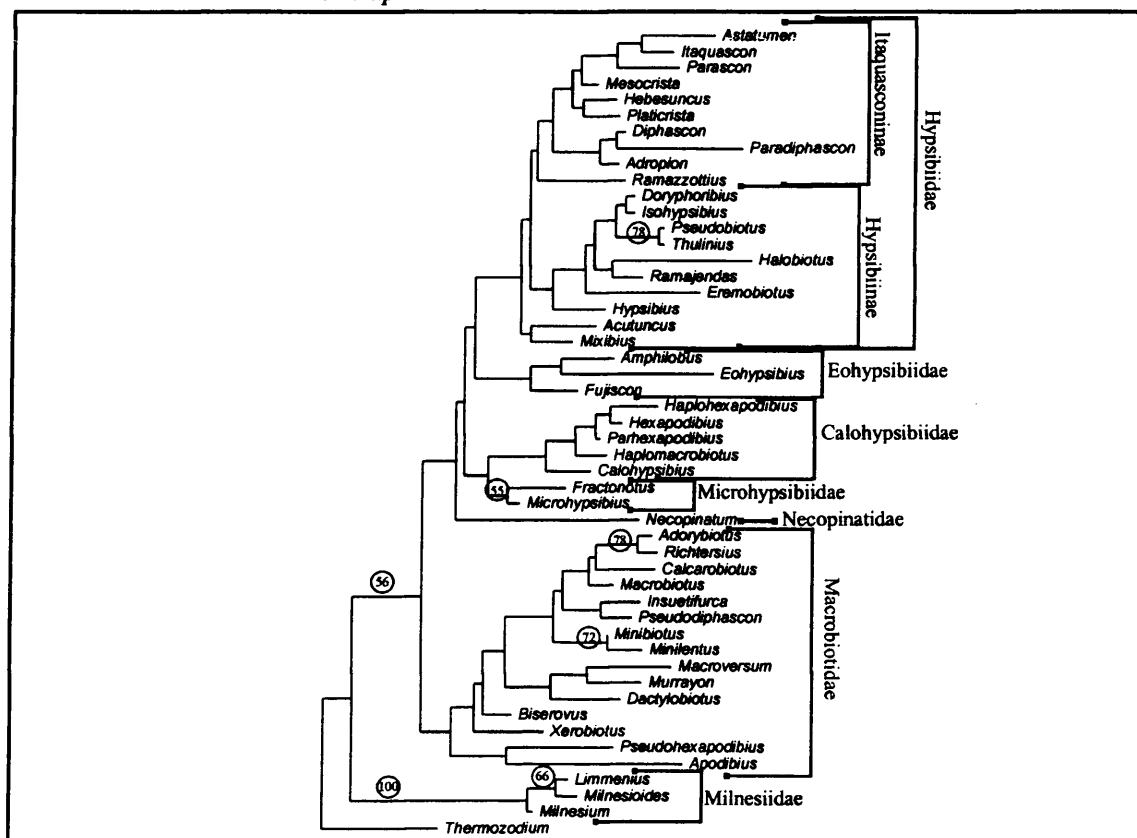


Figura 5.4.41: Árbol obtenido con el análisis NJ de los géneros de la clase Eutardigrada con *Thermozodium* como grupo externo. Los números dentro de círculos indican el soporte del análisis *bootstrap*.

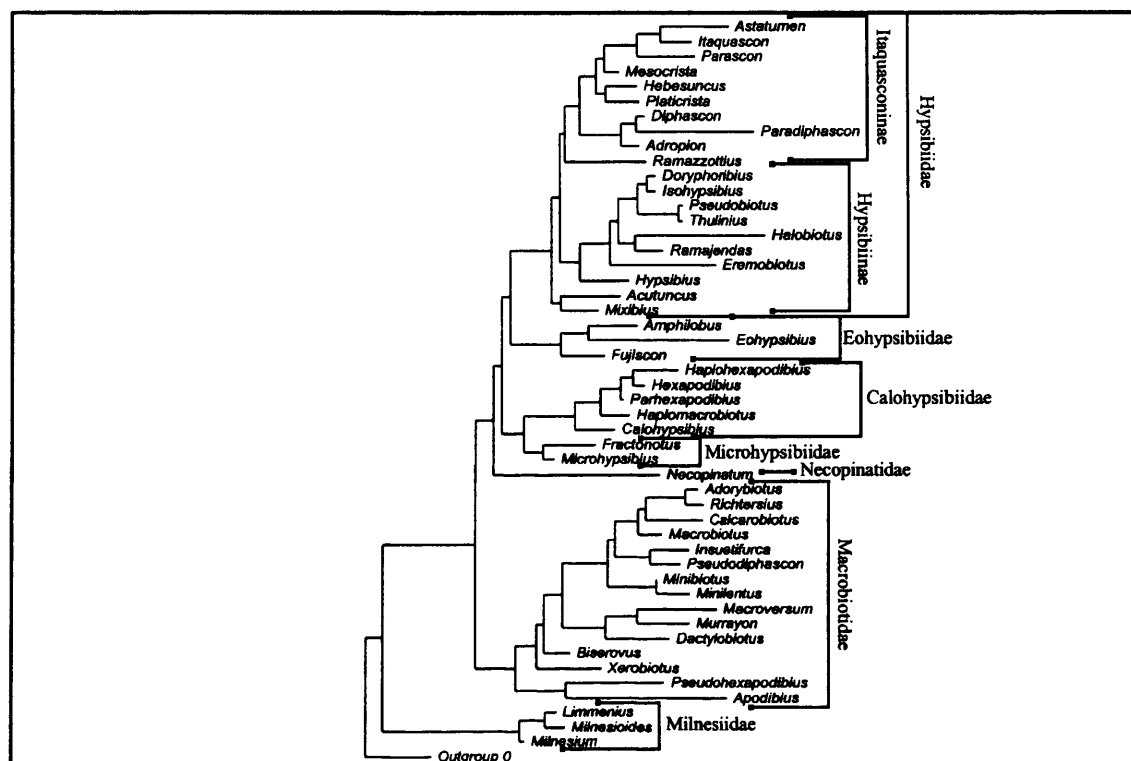


Figura 5.4.43: Árbol obtenido con el análisis NJ de los géneros de la clase Eutardigrada con OUT 0 como grupo externo. Los números dentro de círculos indican el soporte del análisis *bootstrap*.

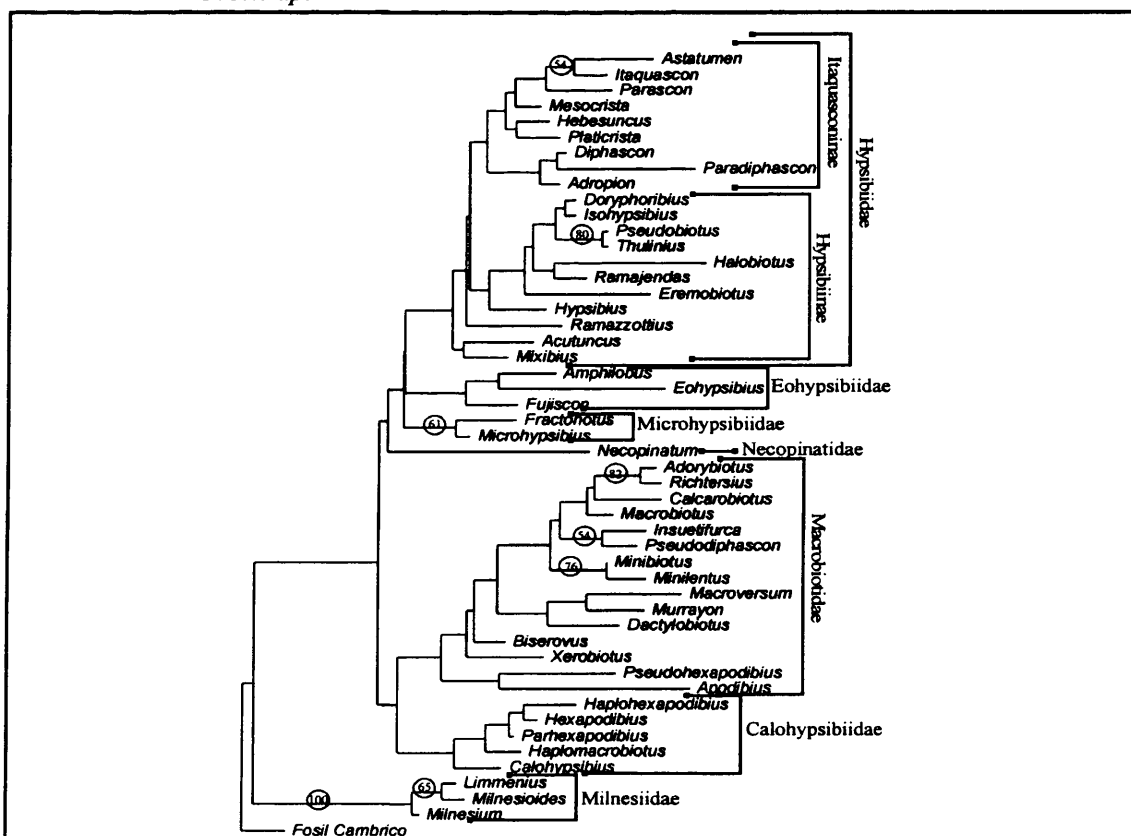


Figura 5.4.44: Árbol obtenido con el análisis NJ de los géneros de la clase Eutardigrada con el Fósil Cámbrico como grupo externo. Los números dentro de círculos indican el soporte del análisis *bootstrap*.

análisis: con el Fósil *Milnesium* (Figura 5.4.41), con el género *Thermozodium* (Figura 5.4.42), con OUT 0 (Figura 5.4.43) y con el Fósil Cámbrico (Figura 5.4.44).

Los resultados del análisis UPGMA con el índice de la diferencia media de los caracteres (*mean character differences*) (ejecutado con el programa PAUP) para las cuatro matrices con los cuatro grupos externos, el Fósil *Milnesium*, el género *Thermozodium*, el Fósil Cámbrico y OUT 0, se muestran, respectivamente, en las Figuras 5.4.45 y 5.4.46. La topología de los cuatro fenogramas es igual. En todos ellos aparecen los dos órdenes de la clase Eutardigrada, Apochela y Parachela, y las familias Milnesiidae, Hypsibiidae, Macrobiotidae (excepto el género *Pseudohexapodibius*), Necopinatidae, Eohypsibiidae y Microhypsibiidae (Figuras 5.4.45 y 5.4.46). Los dos clados que se describieron en el análisis cladístico (Clado 1: *Acutuncus*, *Ramazzottius*, *Hypsibius*, *Adropion*, *Paradiphascon*, *Mixibius*, *Diphascon*, *Hebesuncus*, *Platicrista*, *Mesocrista*, *Parascon*, *Itaquascon* y *Astatumen*, y Clado 2: *Isohypsibius*, *Eremobiotus*, *Doryphoribius*, *Thulinus*, *Pseudobiotus*, *Ramajendas* y *Halobiotus*) dentro de la familia Hypsibiidae se mantienen como grupos en este análisis, salvo que el género *Paradiphascon*, que se incluía en el primer subgrupo, y que en estos análisis se sitúa en posición basal del resto, aunque siempre con los demás representantes de la familia Hypsibiidae, y el género *Mixibius* está en el grupo 2 y no el 1 (Figuras 5.4.45 y 5.4.46). La topología obtenida en este análisis es muy parecida a la que aparece en el análisis NJ (Figuras 5.4.41, 5.4.42, 5.4.43 y 5.4.44). Los análisis *bootstrap* realizados corroboran el orden Apochela y la familia Microhypsibiidae (Figuras 5.4.45 y 5.4.46). El análisis UPGMA, construido con el índice de similitud de Gower, presenta un fenograma (Figura 5.4.47) con un ajuste no muy bueno, $R = 0,73$ (Tabla 5.4.5). Las únicas agrupaciones que se pueden identificar, respecto a la clasificación actual de los géneros de la clase Eutardigrada (Tabla 4.6.2), son las de los órdenes Apochela y Parachela, y las familias Calohypsibiidae, Microhypsibiidae y Milnesiidae. También se distingue el primer grupo descrito dentro de Hypsibiidae en el análisis filogenético, aunque el resto de los géneros de unas y otras familias no forman agrupaciones concordantes con la clasificación taxonómica actual.

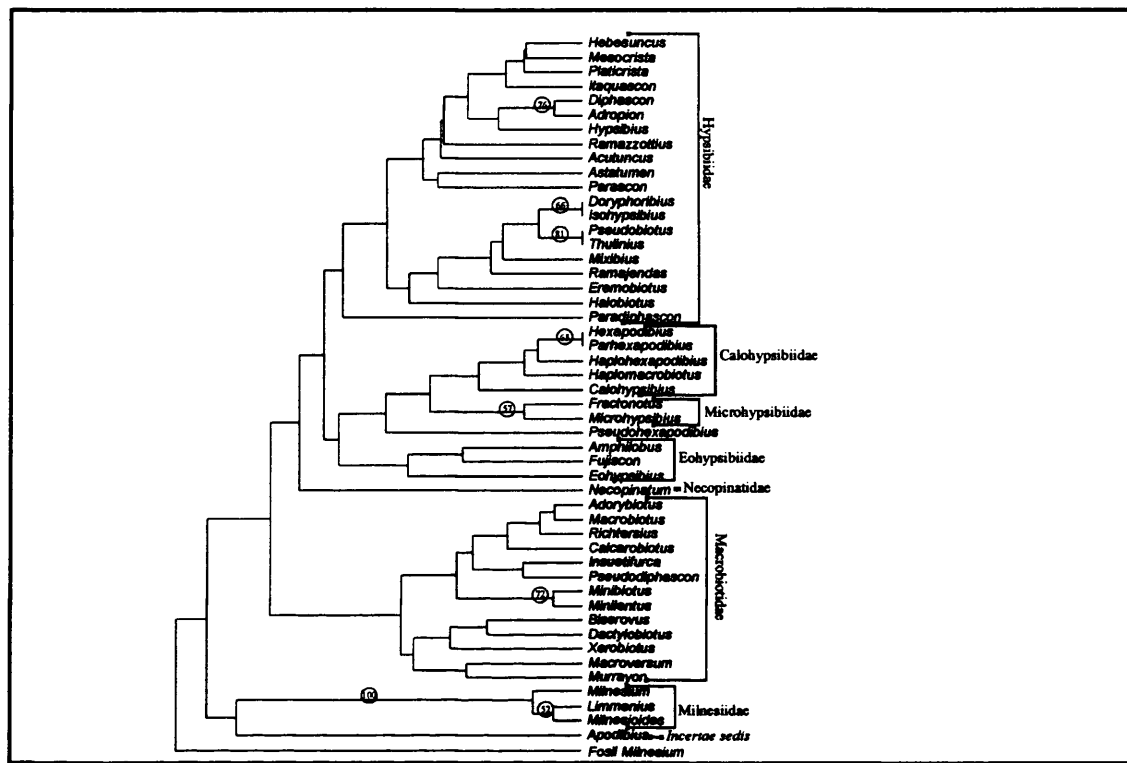


Figura 5.4.45: Árbol obtenido con el análisis UPGMA con el índice de la diferencia media de los caracteres de los géneros de la clase Eutardigrada con el Fósil *Milnesium* como grupo externo, que presenta la misma topología que con *Thermozodium* y el Fósil Cámbrico. Los números dentro de círculos indican el soporte del análisis *bootstrap*.

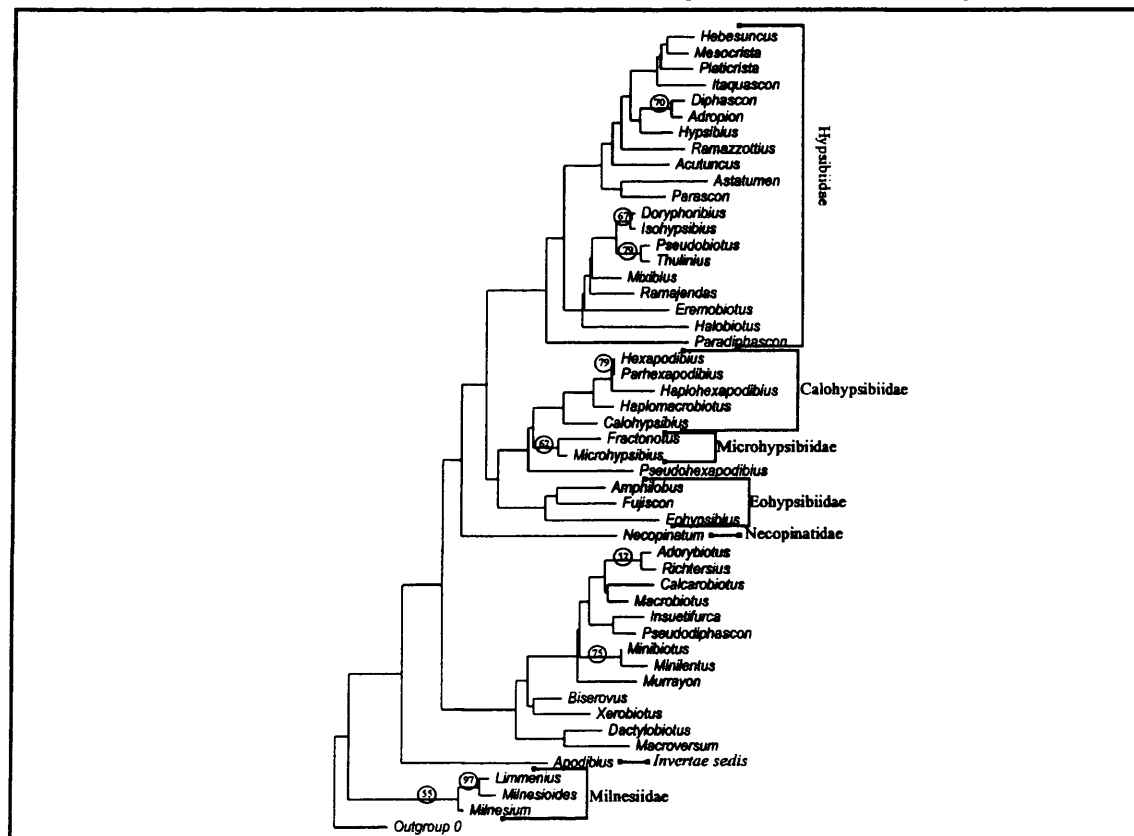


Figura 5.4.44: Árbol obtenido con el análisis UPGMA con el índice de la diferencia media de los caracteres de la clase Eutardigrada con OUT 0 como grupo externo. Los números dentro de círculos indican el soporte del análisis *bootstrap*.

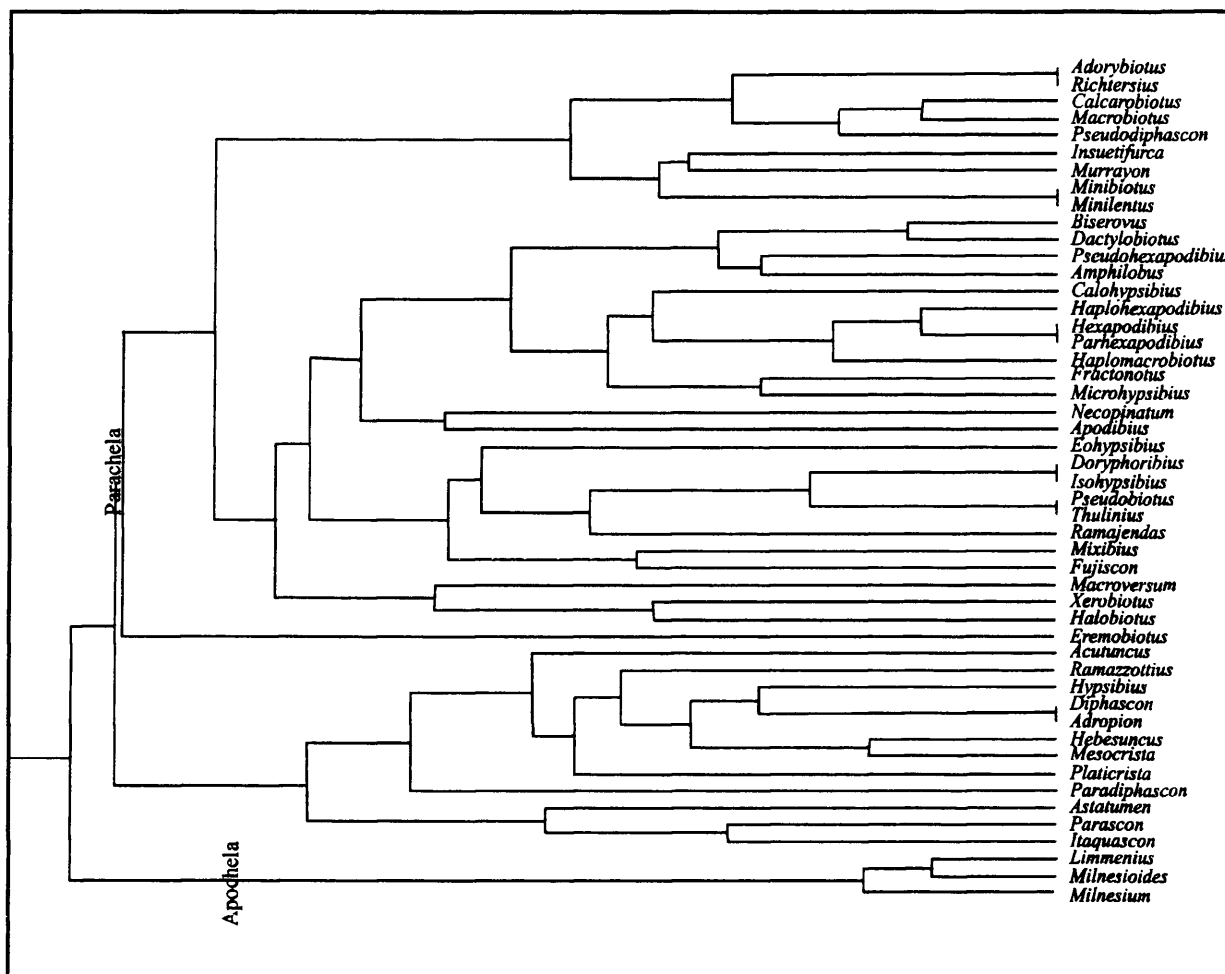


Figura 5.4.47: Árbol obtenido con el análisis UPGMA, con el índice de de Gower, de la clase Eutardigrada.

Por último, los resultados obtenidos con el análisis MDS, han mostrado, a través de la gráfica *Scree test* que una representación de los taxones de cuatro dimensiones supone la explicación del 90% de la varianza, mientras que la de tres dimensiones supone el 87% y la de dos dimensiones el 81% (Figura 5.4.48). El estudio se va a centrar en las representaciones de dos y tres dimensiones que explican una gran cantidad de la varianza. Tanto la configuración espacial en dos dimensiones como la de

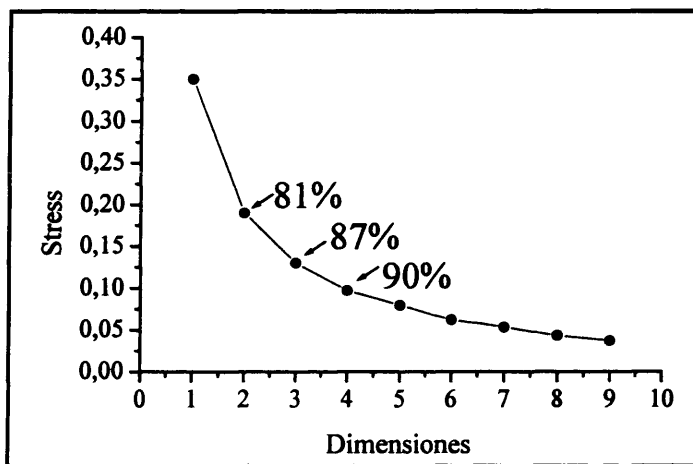


Figura 5.4.48: Gráfica de *Scree Test* para los géneros de la clase Eutardigrada.

tres, prácticamente igual en cuanto a resultados, sólo muestran claramente la separación de dos grupos que corresponden a los órdenes de la clase Eutardigrada, Apochela y Parachela (Figuras 5.4.49 y 5.4.50). Debido a la clara diferenciación de los dos órdenes, no puede apreciarse visualmente si existe algún tipo de estructura espacial entre los géneros del orden Parachela, por lo que se ha realizado un análisis MDS sólo con ellos.

En la Figura 5.4.51 se presenta la gráfica *Scree test* del análisis MDS con los géneros de Parachela. Se puede observar que pasa lo mismo que en el caso anterior, el aumento de una tercera dimensión a una cuarta no supone más que un aumento de un 3% en la varianza explicada. De nuevo se estudian las representaciones con dos y tres dimensiones (Figuras 5.4.52 y 5.4.53, respectivamente). La representación en dos dimensiones continúa siendo un poco confusa (Figura 5.4.52), pero en tres dimensiones aparecen

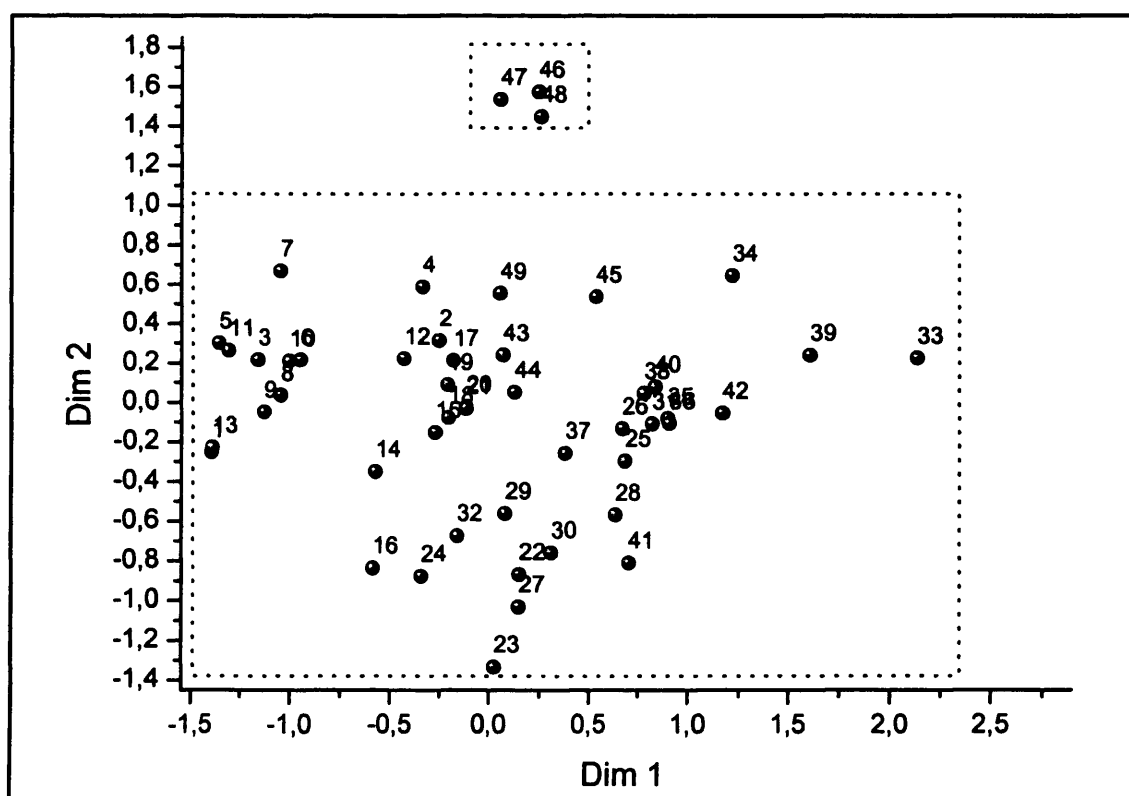


Figura 5.4.49: Representación de dos dimensiones de los géneros de la clase Eutardigrada, resultado del análisis de MDS. 1 = *Adorybiotus*; 2 = *Biserovus*; 3 = *Calcarobiotus*; 4 = *Dactylobiotus*; 5 = *Insuetifurca*; 6 = *Macrobilotus*; 7 = *Macroversum*; 8 = *Minibiotus*; 9 = *Minilentus*; 10 = *Murrayon*; 11 = *Pseudodiphascon*; 12 = *Pseudhexapodibius*; 13 = *Richtersius*; 14 = *Xerobiotus*; 15 = *Amphilobus*; 16 = *Eohypsibius*; 17 = *Calohypsibius*; 18 = *Haplohexapodibius*; 19 = *Haplomacrobilotus*; 20 = *Hexapodibius*; 21 = *Parhexapodibius*; 22 = *Doryphoribius*; 23 = *Eremobiotus*; 24 = *Halobiotus*; 25 = *Acutuncus*; 26 = *Hypsibius*; 27 = *Isohypsibius*; 28 = *Mixibius*; 29 = *Pseudobiotus*; 30 = *Ramajendas*; 31 = *Ramazottius*; 32 = *Thulinus*; 33 = *Astatumen*; 34 = *Parascon*; 35 = *Diphascon (Diphascon)*; 36 = *Diphascon (Adropion)*; 37 = *Fujiscon*; 38 = *Hebesuncus*; 39 = *Itaquadon*; 40 = *Mesocrista*; 41 = *Paradiphascon*; 42 = *Platicrista*; 43 = *Fractonotus*; 44 = *Microhypsibius*; 45 = *Necopinatum*; 46 = *Limmenius*; 47 = *Milnesioides*; 48 = *Milnesium*; 49 = *Apodibius*.

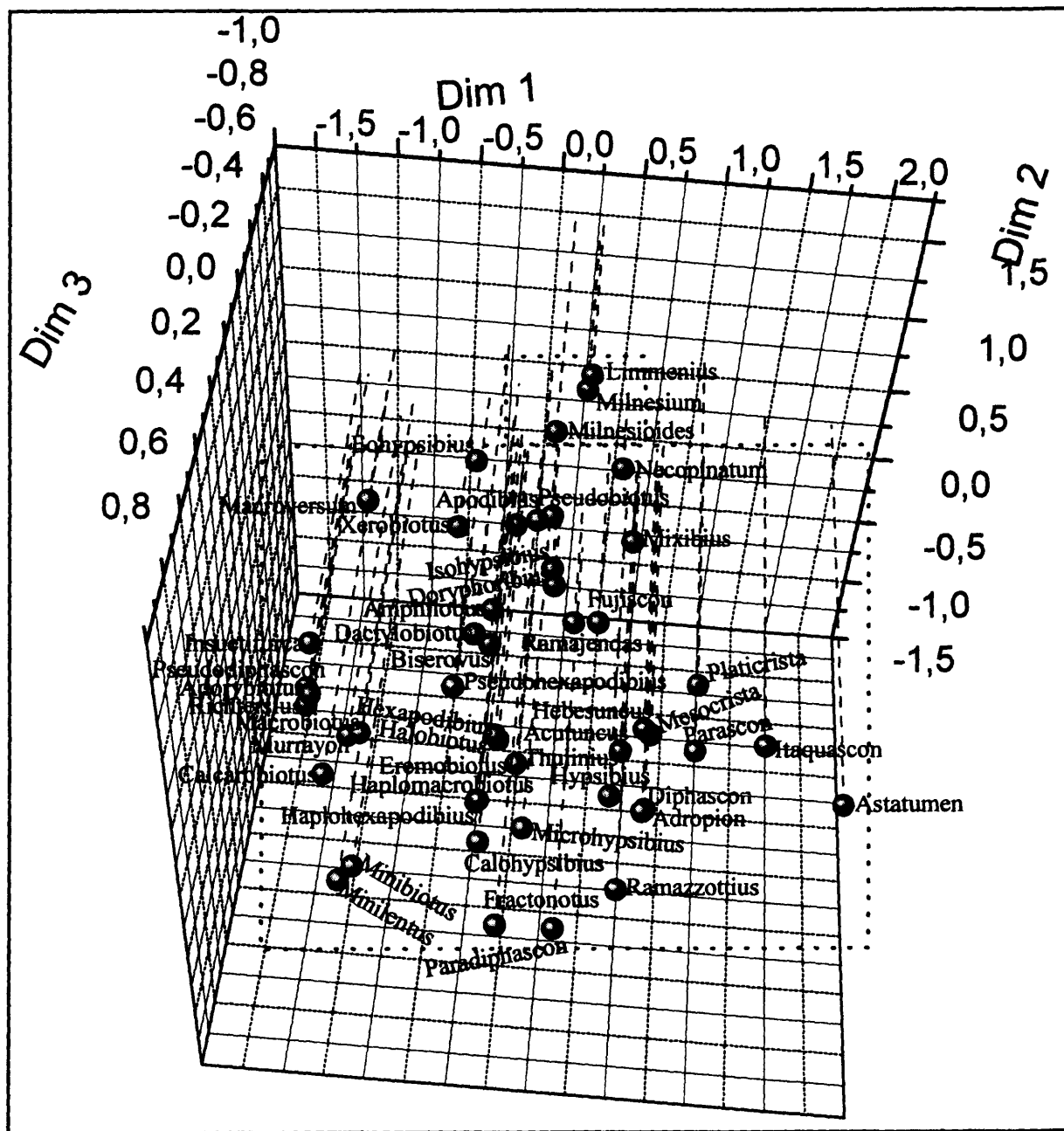


Figura 5.4.50: Representación en tres dimensiones de los géneros de la clase Eutardigrada, resultado del análisis de MDS.

algunos grupos bien definidos (Figura 5.4.53). Puesto que no existen límites ni reglas para determinar las agrupaciones, visualmente se pueden diferenciar cinco grupos, que no se corresponden con las categorías taxonómicas supragenéricas establecidas, formados por los siguientes géneros (Figura 5.4.53): (1) *Dactylobiotus* y *Macroversum*, (2) *Murrayon*, *Macrobiotus*, *Minilentus*, *Insuetifurca*, *Minibiotus*, *Calcarobiotus*, *Pseudodiphascon*, *Xerobiotus*, *Richtersius* y *Adorybiotus*, (3) *Biserovus*, *Amphibolus*, *Pseudohexapodibius*, *Calohypsibius*, *Parhexapodibius*, *Haplomacrobiotus*,

Hexapodibius,
Haplohexapodibius,
Dactylobiotus, *Fractonotus* y
Microhypsibius, (4)

Paradiphascon, *Parascon*,
Ramazzottius y *Apodibius*, (5)

Disphascon, *Adropion*,

Hypsibius, *Necopinatum*

Mesocrista, *Hebesuncus*,

Acuntuncus, *Platicrista*,

Mixibius, *Necopinatum*,

Thulinus, *Acutuncus*, *Ramajendas*, *Pseudobiotus*, *Mixibius*, *Halobiotus*, *Eohypsibius*,
Doryphoribius y *Isohypsibius*. El género *Eremobiotus* se encuentra apartado del resto de

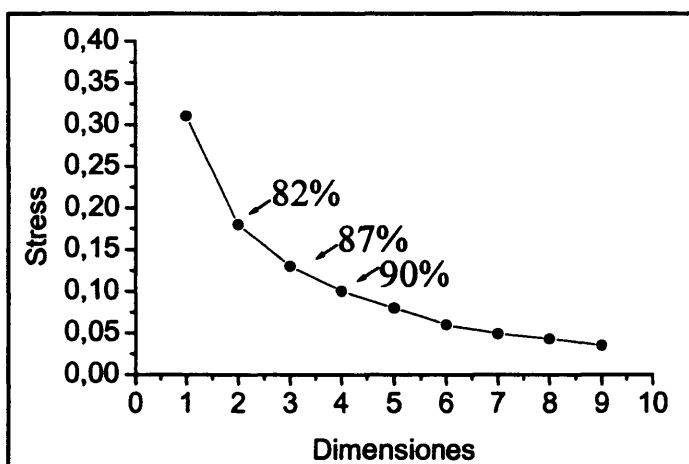


Figura 5.4.51: Gráfica de Scree Test para los géneros del orden Parachela.

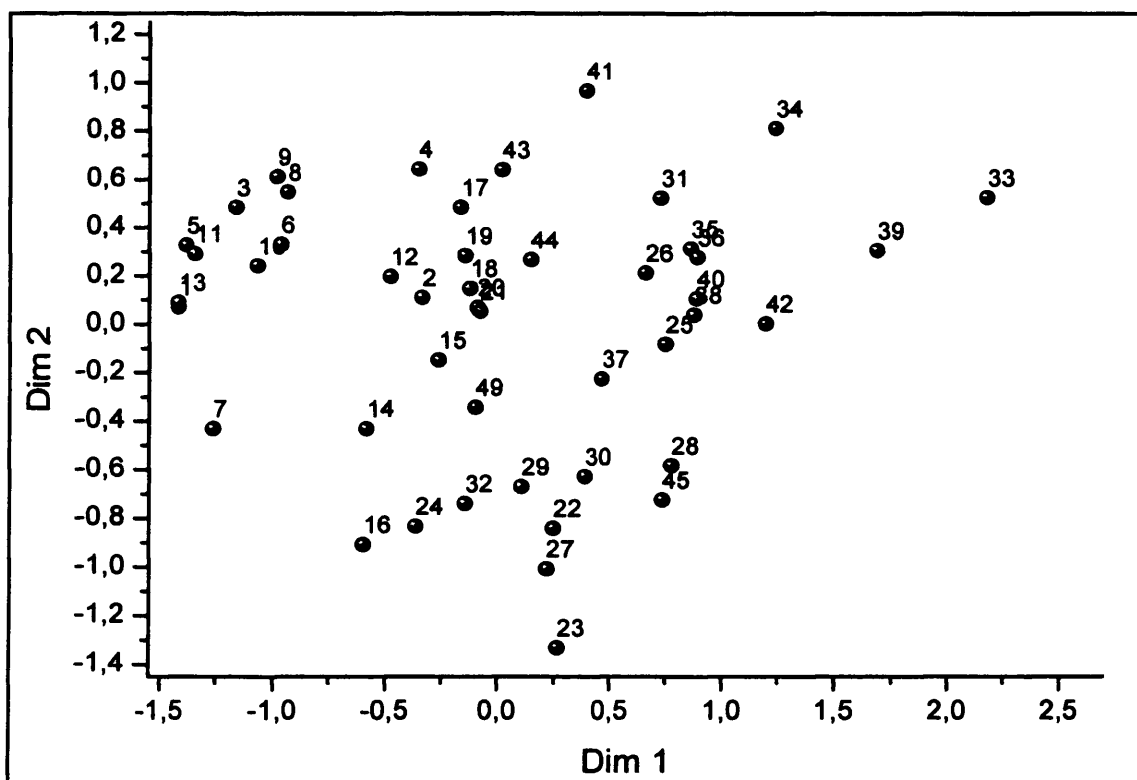


Figura 5.4.52: Representación en dos dimensiones de los géneros del orden Parachela, resultado del análisis de MDS. 1 = *Adorybiotus*; 2 = *Biserovus*; 3 = *Calcarobiotus*; 4 = *Dactylobiotus*; 5 = *Insuetifurca*; 6 = *Macrobiotus*; 7 = *Macroversum*; 8 = *Minibiotus*; 9 = *Minilentus*; 10 = *Murrayon*; 11 = *Pseudodiphascon*; 12 = *Pseudhexapodibius*; 13 = *Richtersius*; 14 = *Xerobiotus*; 15 = *Amphilobus*; 16 = *Eohypsibius*; 17 = *Calohypsibius*; 18 = *Haplohexapodibius*; 19 = *Haplomacrobiotus*; 20 = *Hexapodibius*; 21 = *Parhexapodibius*; 22 = *Doryphoribius*; 23 = *Eremobiotus*; 24 = *Halobiotus*; 25 = *Acutuncus*; 26 = *Hypsibius*; 27 = *Isohypsibius*; 28 = *Mixibius*; 29 = *Pseudobiotus*; 30 = *Ramajendas*; 31 = *Ramazzottius*; 32 = *Thulinus*; 33 = *Astatumen*; 34 = *Parascon*; 35 = *Diphascon (Diphascon)*; 36 = *Diphascon (Adropion)*; 37 = *Fujiscon*; 38 = *Hebesuncus*; 39 = *Itaquascon*; 40 = *Mesocrista*; 41 = *Paradiphascon*; 42 = *Platicrista*; 43 = *Fractonotus*; 44 = *Microhypsibius*; 45 = *Necopinatum*; 49 = *Apodibius*.

los géneros. Las únicas familias que se mantienen en el análisis MDS, al menos dentro de los cuatro grupos determinados, son las familias Milnesiidae, y Calohypsibiidae (Tabla 4.6.2).

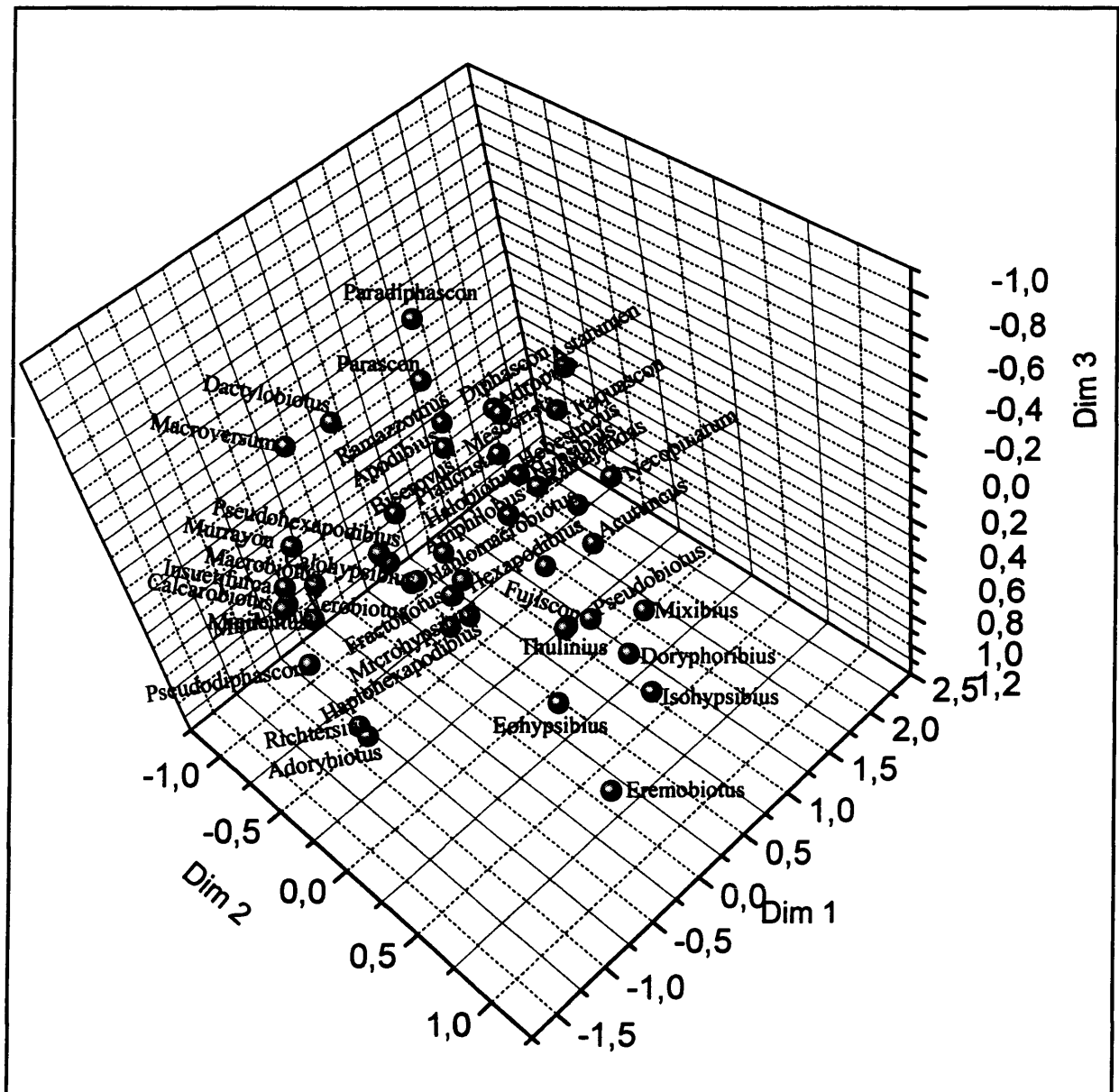


Figura 5.4.53: Representación en tres dimensiones de los géneros del orden Parachela, resultado del análisis de MDS.

5.4.3.- Especies ibéricas de la clase Eutardigrada

En la Tabla 5.4.8 se presenta la matriz empleada para realizar los análisis filogenéticos y fenéticos de las Especies ibéricas de la clase Eutardigrada. Se ha trabajado con 83 especies pertenecientes a 18 géneros de los dos órdenes de la clase Eutardigrada (Tabla 4.6.3). Para los diversos análisis se han empleado 44 caracteres morfológicos cualitativos, binarios y multiestado (Tabla 4.6.6). Estos caracteres se refieren, principalmente, a características de seis estructuras diferentes de los tardígrados: el aspecto de la cutícula que recubre la superficie del cuerpo, los órganos sensoriales, el aparato bucofaríngeo, las diplouñas, las patas y la morfología de los huevos (Tabla 4.6.6). Las estructuras más representadas, en número de caracteres, son las que consideran la cutícula y el aparato bucofaríngeo, ambas con 11 caracteres, seguidas de las características que se refieren a las diplouñas, con 10 caracteres (Tabla 4.6.6). La matriz de datos de las especies ibéricas de la clase Eutardigrada contiene numerosos polimorfismos (hasta cuatro estados para un carácter en un mismo taxón) y *missing data* que se concentran sobre todo en los caracteres referentes a la morfología de los huevos y de la armadura bucal (Tabla 5.4.8).

No se ha podido realizar el análisis de compatibilidad ya que los programas que lo ejecutan no pueden trabajar con más de 50 taxones, un límite inferior al número de especies estudiadas, 83, y, además, no trabajan con caracteres multiestado.

Los análisis de las especies ibéricas de la clase Eutardigrada se han efectuado tomando tres grupos externos, cuyos estados de los caracteres se muestran en la Tabla 5.4.8. El primer grupo externo es un taxón con todos los estados igual a cero (OUT 0). El segundo grupo externo es el fósil *Milnesium swolenskyi* (Fósil *Milnesium*), de la familia Milnesiidae (Bertolani y Grimaldi, 2000), uno de los fósiles más cercanos a la clase Eutardigrada (de hace 90 millones de años), que pertenece al taxón más basal según el análisis de géneros de la clase Eutardigrada, la familia Milnesiidae. El tercer grupo externo vuelve a ser la familia Thermozodiidae (orden Thermozodia, clase Mesotardigrada) ya que parece ser un taxón intermedio entre la clase Eutardigrada y la clase Heterotardigrada, tanto morfológica como filogenéticamente, según los análisis efectuados con las familias del *phylum* Tardigrada. Para facilitar la comparación de los caracteres, y encontrar los homólogos entre los géneros de la clase Eutardigrada, se ha utilizado el único género de la familia Thermozodiidae, el género *Thermozodium*. En el análisis de las especies ibéricas no se ha empleado el fósil cámbrico porque es un fósil demasiado alejado en el tiempo (530 millones de años) de las especies de la clase Eutardigrada.

Tabla 5.4.8: Matriz de datos de las especies ibéricas de la clase Eutardigrada utilizada en los análisis filogenéticos y fenéticos. Los cuatro primeros taxones son los empleados como grupos externos: todo ceros (OUT 0), el fósil de *Milnesium swolenskyi* (Fósil *Milnesium*) y la especie *Thermozodium esakii* (*Thermozodium*). Los 44 caracteres se especifican en la Tabla 4.6.6. A = Taxón polimórfico para ese carácter pudiendo adquirir los estados 4 y 5; B = Taxón polimórfico para ese carácter pudiendo adquirir los estados 2, 3 y 4; C = Taxón polimórfico para ese carácter pudiendo adquirir los estados 2 y 3; D = Taxón polimórfico para ese carácter pudiendo adquirir los estados 0 y 1; E = Taxón polimórfico para ese carácter pudiendo adquirir los estados 5 y 6; F = Taxón polimórfico para ese carácter pudiendo adquirir los estados 1 y 3; G = Taxón polimórfico para ese carácter pudiendo adquirir los estados 2 y 5; H = Taxón polimórfico para ese carácter pudiendo adquirir los estados 2 y 6; J = Taxón polimórfico para ese carácter pudiendo adquirir los estados 2, 5 y 6; K = Taxón polimórfico para ese carácter pudiendo adquirir los estados 1, 2, 3 y 7; L = Taxón polimórfico para ese carácter pudiendo adquirir los estados 2, 4, 5 y 7. ? = missing data.

Caracteres →	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4					
Especies ↓	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9			
OUT 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Fósil <i>Milnesium</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Thermozodium</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	4	0	?	0	1	0	0	0	4	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>ornatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	4	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	
<i>placophorus</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	4	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	
<i>verrucosus</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	4	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>tardigradum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>eurytostomum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>tetralamellatum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	?	0	?	?	?	?	
<i>trinacriae</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	4	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>prosirostre</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2	7	0	1	4	0	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	
<i>scoticum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	5	8	0	1	4	0	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	
<i>alpinum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	A	6	0	1	4	0	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>chilenense</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	5	6	0	1	4	0	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>nobilei</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	3	6	0	1	4	0	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	1	1	0	0	?	?	?	?	?
<i>nodulosum</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	2	1	0	1	4	0	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?
<i>oculatum</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	4	1	0	1	4	0	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>pingue</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	5	7	0	1	4	0	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?
<i>recamieri</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	3	1	0	1	4	0	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?
<i>rugocaudatum</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	2	3	0	1	4	0	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?
<i>rugosum</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	5	3	0	1	4	0	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>granifer</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	3	2	0	1	4	0	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?
<i>flavus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	3	0	1	4	0	6	1	1	2	0	0	4	0	0	0	4	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>conjungens</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2	1	0	1	4	0	2	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?
<i>camelopardis</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	0	1	4	0	1	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>convergens</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	B	3	0	1	4	0	1	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>dujardini</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	5	4	0	1	4	0	1	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>microps</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	0	1	4	0	1	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>pallidus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	0	1	4	0	1	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>scabropygus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	0	1	4	0	1	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>annulatus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	2	3	0	1	?	0	6	1	1	2	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>josephi</i>	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>lunulatus</i>	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>mammillosus</i>	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>marcellinoi</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>monstruosus</i>	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>montanus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>nodosus</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>prosostomus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	3	6	0	1	?	0	6	1	1	2	0	0	4	0	0	0	4	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 5.4.8 (Continuación)

Caracteres → Especies ↓	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4								
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4								
<i>sattleri</i>	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	1	0	7	7	2	4	0	1	7	0	6	1	1	2	0	0	4	0	0	0	2	2	0	0	7	7	0	0				
<i>tetradactyloides</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2	6	0	1	7	0	6	1	1	2	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
<i>tuberculatus</i>	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	3	0	1	7	0	6	1	1	2	0	0	4	0	0	0	1	2	0	0	7	7	0	0				
<i>augusti</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	2	8	0	1	4	1	6	1	1	2	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
<i>ramazzotti</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	1	1	0	4	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	7	7	0	0				
<i>placophorum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	1	1	0	4	1	1	2	0	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	7	7	0	0			
<i>novemcinctus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	7	7	7	2	1	0	1	4	0	3	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0			
<i>oberhaeuseri</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	4	0	3	1	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0			
<i>ambiguus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	2	4	0	1	4	1	0	1	0	1	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	1	
<i>dispar</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	2	4	0	1	4	1	0	1	0	1	1	0	3	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1	
<i>macronyx</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	2	4	0	1	4	1	0	1	0	1	1	0	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>parthenogeneticus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	2	4	0	1	4	1	0	1	0	1	1	0	3	0	0	1	0	0	0	0	7	0	0	0	1	
<i>selenicus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	2	4	0	1	4	1	0	1	0	1	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	1
<i>coronifer</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	7	7	2	2	0	1	2	1	6	1	0	1	0	1	1	1	0	0	6	7	0	0	0	2	0	0	0	0	
<i>furcatus</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	5	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	3	0	0	0	2	0	4	0	0
<i>hufelandioides</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	5	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	4	1	0	0	4	0	0	0	0
<i>intermedius</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	5	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	2	1	0	0	4	0	5	0	0
<i>gumersindoi</i>	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	5	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	2	0	0	0	7	7	7	0	0
<i>dianeae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	7	7	7	2	5	0	1	4	1	0	1	0	1	0	2	1	0	0	2	2	0	0	0	8	0	5	0	1	
<i>hibernicus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	7	7	7	C	6	0	1	4	1	0	1	0	1	0	2	1	0	0	2	2	0	0	0	9	0	5	0	1	
<i>pullarii</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	2	3	0	1	4	1	0	1	0	1	0	2	1	0	0	2	2	0	0	0	2	0	0	0	1	
<i>areolatus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	6	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	2	C	1	0	0	1	1	1	0	0	
<i>baltatus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	7	7	7	3	6	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	2	1	0	0	2	1	0	0	0
<i>dubius</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	7	7	7	2	4	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	7	1	0	0	3	0	0	0	0
<i>echinogenitus</i>	D	D	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	3	4	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	A	E	1	0	0	F	2	0	0	0
<i>furciger</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	6	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	2	1	0	0	4	0	7	0	0
<i>grandis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	3	4	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	4	1	0	0	1	0	2	0	0
<i>harmsworthi</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	8	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	2	1	0	0	1	1	3	0	0
<i>hufelandi</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	3	4	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	4	1	0	0	4	0	2	0	0
<i>lusitanicus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	6	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	4	1	0	0	3	0	3	0	0
<i>Mmontanus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	6	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	2	1	0	0	3	0	2	0	0
<i>occidentalis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	7	7	7	C	4	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	G	H	1	0	0	2	0	0	0	0
<i>orcadensis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	6	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	4	1	0	0	2	0	0	0	0
<i>pallarii</i>	D	D	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	3	4	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	J	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>persimilis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	3	4	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	3	E	1	0	0	4	0	0	0	0
<i>pseudofurcatus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	5	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	5	1	0	0	2	0	0	0	0
<i>recens</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	3	4	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	E	1	0	0	2	3	4	0	0
<i>richtersi</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	6	1	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	3	K	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>tetraplacoides</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	7	7	7	3	9	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	5	1	0	0	5	4	1	0	0
<i>hyperboreus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	3	4	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	4	0	0	2	2	1	0	0	4	0	3	0	0	
<i>hystricogenitus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	3	4	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	4	0	0	3	6	1	0	0	2	5	5	0	0	
<i>macrocalix</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	3	4	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	2	4	1	0	0	4	0	2	0	0	
<i>macrobiotusnsp</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	3	6	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	4	0	0	3	6	1	0	0	2	1	7	0	0	
<i>sandrae</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	3	4	0	1	4	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	3	L	1	0	0	4					

La monofilia de la clase Eutardigrada, condición inicial necesaria para el análisis filogenético de las especies ibéricas de esta clase, ya quedó validada en el análisis de las familias del *phylum* Tardigrada.

Los tres análisis cladísticos efectuados con la matriz de especies ibéricas de Eutardigrada (cada análisis con uno de los grupos externos: OUT 0, Fósil *Milnesium* y *Thermozodium*) no se han podido realizar con algoritmos exactos debido al elevado número de taxones analizados (83 especies), por lo que se han llevado a cabo con el algoritmo heurístico, seleccionando la opción *random* para que la adición de taxones (*step-wise addition*) fuese al azar y la opción TBR como método de reordenación de las ramas (*branch swapping*). Para poder realizar estos análisis, y debido a las limitaciones de memoria de los ordenadores utilizados, se ha tenido que limitar el número de árboles que guarda PAUP a 400.000 cladogramas. Se ha utilizado este límite (400.000 cladogramas) por ser el número máximo de árboles con los que el programa PAUP puede trabajar para construir árboles consenso, con la memoria de los ordenadores a los que se tuvo acceso. Tampoco se han podido realizar los análisis de *bootstrap* con este programa por el esfuerzo en tiempo que requerían y por la capacidad limitada de memoria mencionada de los ordenadores utilizados.

Los cladogramas más parsimoniosos, según el análisis heurístico realizado, se obtienen utilizando el Fósil *Milnesium* como grupo externo, y, además, presentan los valores más altos del IR y el IC (Tabla 5.4.4), es decir, son los menos homoplásicos y con mejor ajuste entre los datos y los cladogramas encontrados. Los siguientes cladogramas más parsimoniosos son los obtenidos con OUT 0 como grupo externo, que tienen los mismos valores de IC e IR que los cladogramas construidos con el Fósil *Milnesium* (Tabla 5.4.4). Y los menos parsimoniosos los que tienen al género *Thermozodium* como grupo externo, que además son los que tienen valores más bajos de los índices citados (aunque con poca diferencia; Tabla 5.4.4). En el análisis de simplicidad de Ratchet la tendencia es la misma que con el análisis heurístico. Los cladogramas más cortos son los obtenidos con el Fósil *Milnesium* como grupo externo, seguidos de los realizados con OUT 0, y finalmente los de *Thermozodium* (Tabla 5.4.4). El valor más alto de IC también lo presentan los cladogramas construidos con el Fósil *Milnesium* como grupo externo (presenta mejor ajuste entre los datos y los cladogramas), seguido por los otros dos análisis. El índice IR, sin embargo, presenta el mismo valor para los tres análisis (Tabla 5.4.4), es decir, todos tienen un bajo nivel de homoplasia, pero presentan distinto grado de ajuste entre los datos y los cladogramas.

La topología de los árboles consenso *majority rule* obtenidos con la simplicidad de Ratchet se han estabilizado: (1) con 73.400 cladogramas igualmente parsimoniosos después de 250.000 repeticiones para la matriz con el Fósil *Milnesium* como grupo externo, (2) con 160.209 cladogramas igualmente parsimoniosos después de 600.000 repeticiones para la matriz con OUT 0 como grupo externo, y (3) con 110.736 cladogramas igualmente parsimoniosos después de 330.000 repeticiones para la matriz con el género *Thermozodium* como grupo externo (Tabla 5.4.4). Los cladogramas obtenidos con la simplicidad de Ratchet presentan un menor número de pasos que los heurísticos, valores más bajos de IC, es decir, un ajuste menor entre los datos y los cladogramas menor, y similares valores de IR (en ambos casos, un nivel bajo de homoplasia) (Tabla 5.4.4). Al igual que en los análisis heurísticos, los cladogramas más cortos se obtienen con el Fósil *Milnesium* como grupo externo, seguido del análisis con OUT 0 y, finalmente, con *Thermozodium* (Tabla 5.4.4).

El análisis de simplicidad de Ratchet con las especies ibéricas de la clase Eutardigrada, como ya se ha comentado con anterioridad, ha proporcionado mejores resultados respecto al análisis heurístico porque son más parsimoniosos, no así en cuanto a los valores de los índices que presentan, por norma general, un menor ajuste (Tabla 5.4.4). El árbol consenso estricto del análisis con el Fósil *Milnesium* como grupo externo (Figura 5.4.54) muestra la monofilia tanto de los órdenes de la clase Eutardigrada (Parachela y Apochela) como de las familias Milnesiidae, Calohypsibiidae y Macrobiotidae. La comparación entre los resultados del análisis heurístico de las especies ibéricas de la clase Eutardigrada y el de simplicidad de Ratchet proporciona las mismas tendencias que en los resultados del análisis de los géneros de la clase Eutardigrada (Tabla 5.4.4). Sin embargo, la familia Hypsibiidae no aparece claramente, ya que sus relaciones no se resuelven. Al igual que en el análisis de los géneros de la clase Eutardigrada, se van a estudiar los árboles consenso (estricto y *majority rule*), porque hay hasta 300.000 cladogramas igualmente parsimoniosos por análisis (Tabla 5.4.4). La interpretación se va a efectuar teniendo en cuenta que un árbol consenso es la representación de la información coincidente, exclusiva o parcialmente (consenso estricto o consenso *majority rule*, respectivamente), que contienen los cladogramas obtenidos. También forman clados monofiléticos los géneros *Milnesium*, *Ramazzottius* y *Dactylobiotus*, además de, evidentemente, los géneros representados por una sola especie en la Península Ibérica (*Richtersius*, *Doryphoribius*, *Eremobiotus*, *Astatumen*, *Hebesuncus*, *Pseudobiotus* y *Platicrista*) (Figura 5.4.54). Además, pueden destacarse igualmente dos grupos monofiléticos: (1) uno con las especies de los géneros *Itaquascon*

y *Astatumen*, mediante la presencia de *listerelle* en el bulbo bucofaringeo (sinapomorfia), y (2) otro que engloba a las especies ibéricas de *Macrobiotus* grupo *tenuis* (*Macrobiotus hystricogenitus* y *Macrobiotus* n. sp.), definido por unas diplouñas tipo *macrobiotus* con un ángulo recto entre las ramas principal y secundaria (sinapomorfia) y la cutícula lisa (homoplasia) (Figura 5.4.54). El árbol consenso *majority rule* (Figura 5.4.55), además de incluir los clados descritos en el árbol estricto (Figura 5.4.54), presenta los siguientes grupos monofiléticos:

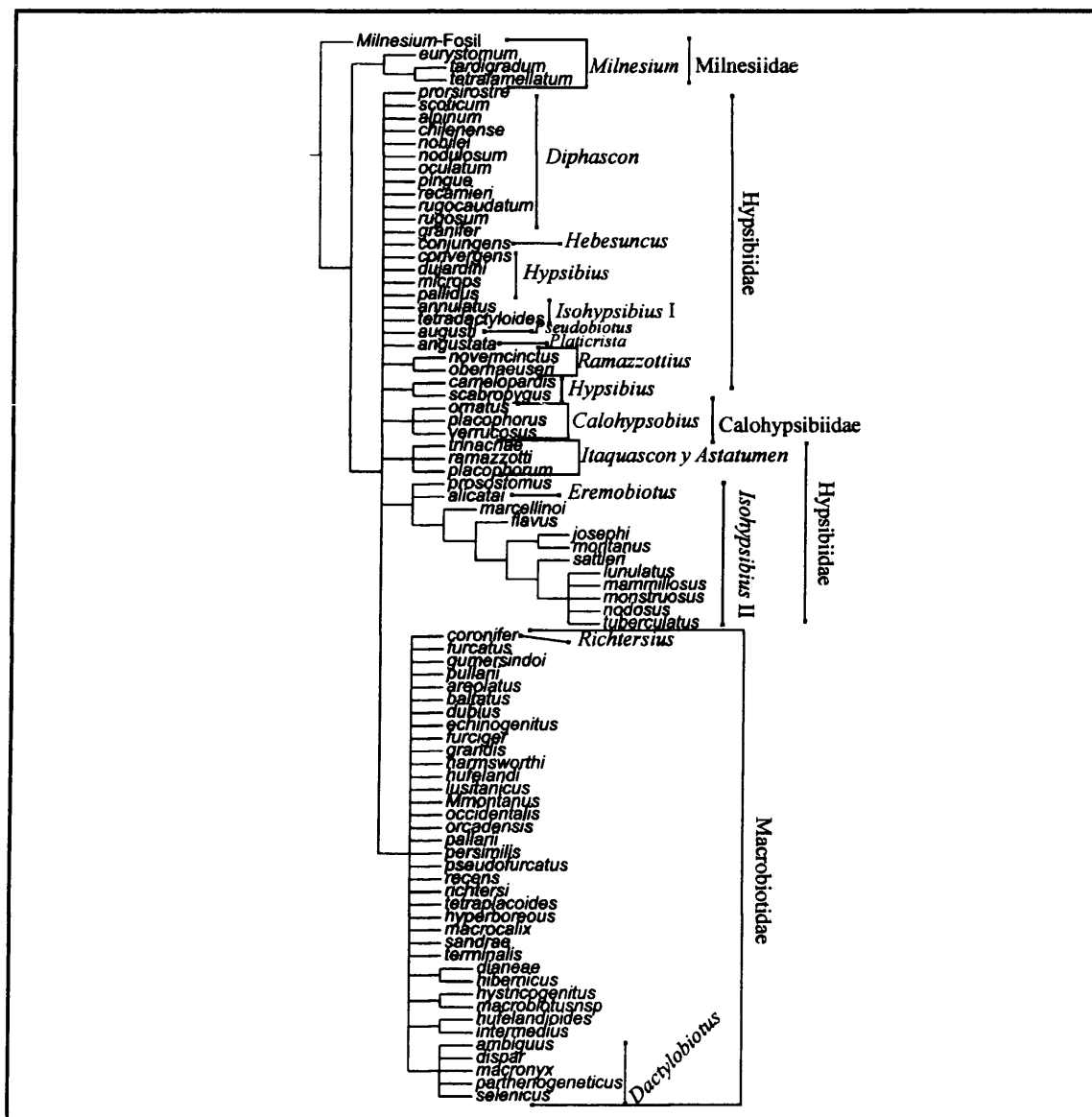


Figura 5.4.54: Árbol consenso estricto del análisis, con el Fósil *Milnesium* como grupo externo, de las especies ibéricas de Eutardigrada, obtenido con el análisis de simplicidad de Ratchet. Se indican las familias y los géneros a los que pertenece cada especie.

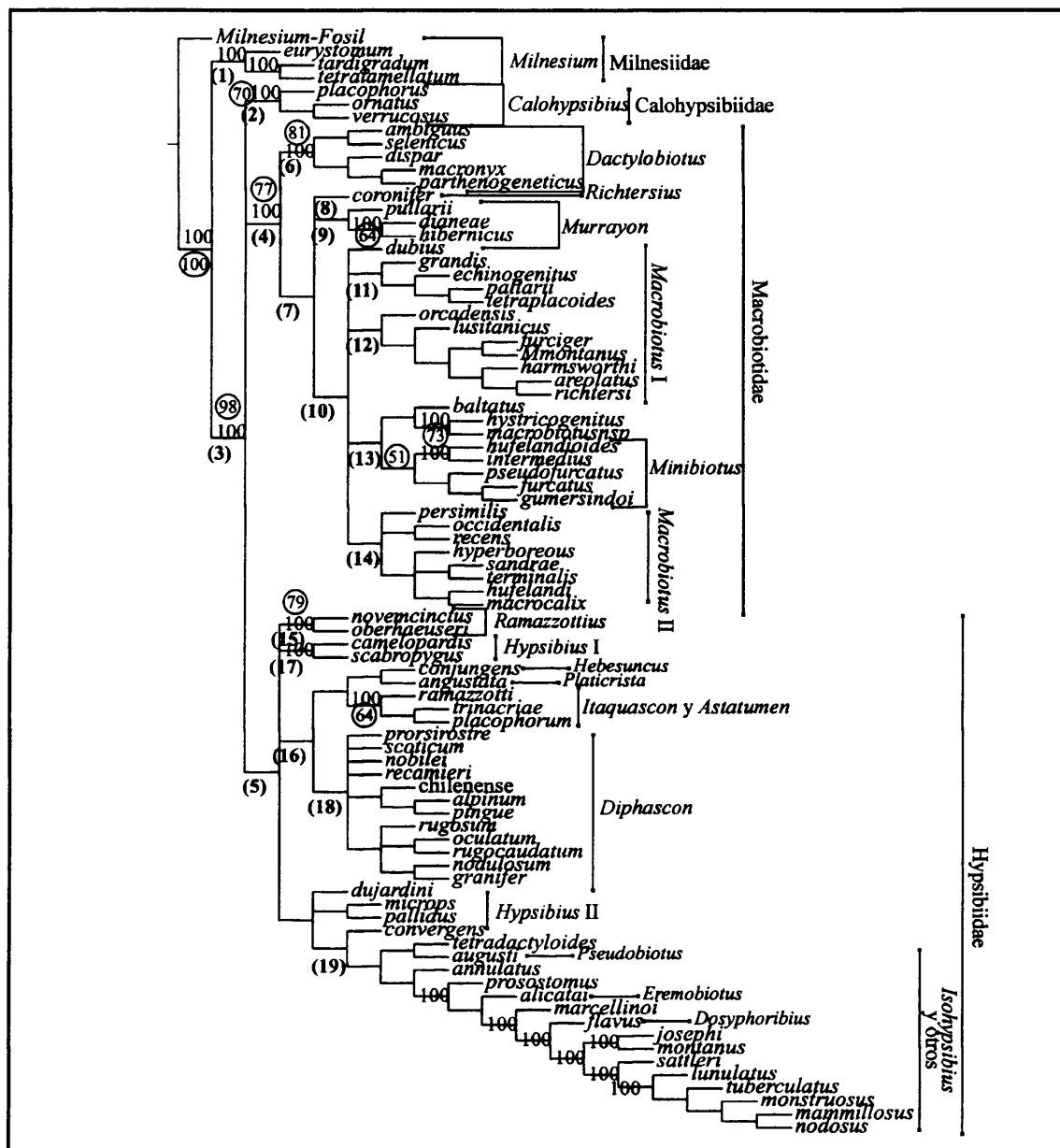


Figura 5.4.55: Árbol consenso *majority rule* obtenido con el análisis de simplicidad de Ratchet y con el Fósil *Milnesium* como grupo externo de las especies ibéricas de Eutardigrada. Los números dentro de círculos indican el apoyo del análisis *bootstrap*. 100 indica los clados que aparecen en un 100% de los árboles analizados. Los números entre paréntesis señalan las características que definen esos clados: (1) rama secundaria bi o tripartida, papilas bucales y laterales y furca tipo *milnesium*, (2) diplouñas tipo *calohypsibius*, asimétrica sin tramo común, (3) ramas principal y secundaria conectadas, (4) diplouñas simétricas con conexión rígida, (5) diplouñas con conexión flexible, (6) diplouñas tipo *dactylobiotus*, con una banda cuticular que une las diplouñas de una misma pata, (7) presencia de pedúnculo en las diplouñas, (8) furca tipo *adorybiotus* y lúnulas grandes y dentadas en todas las patas, (9) diplouña tipo *pullarii*, (10) granulación en las patas y bulbo faríngeo con macroplacoides, (11) armadura bucal completa con varias filas en las bandas de dientes anterior y posterior, lúnulas grandes en el cuarto par de patas y bulbo faríngeo con 2 ó 4 macroplacoides y microplacoides, (12) armadura bucal completa con varias filas en la banda de dientes anterior, pero una sola fila de dientes en la posterior, bulbo faríngeo con 3 macroplacoides y cutícula lisa, (13) con sistema de crestas transversales en la armadura bucal pero sin bandas de dientes, *papulae* y 3 macroplacoides con forma de gránulo en el bulbo faríngeo, (14) armadura bucal con sistema de crestas transversales y varias filas de dientes en la banda de dientes posterior, 2 macroplacoides con forma de bastoncillo largo en el bulbo faríngeo y cutícula con poros, (15) órganos elípticos dorsolaterales, (16) aparato bucofaringeo flexible o de tipo *diphascón*, (17) placas irregulares en la cutícula, (18) anillo de cutícula arrugada alrededor de la boca y (19) diplouñas tipo *isohypsibius* o *eremobiotus*.

- El orden Apochela, que coincide con la familia Milnesiidae, está representado por un solo género, *Milnesium*, caracterizado por las siguientes sinapomorfias: presencia de papilas cefálicas laterales y bucales (Figura 4.6.1), bulbo faríngeo sin placoides ni *listerelle*, furca de los estiletes tipo *milnesium* (Figura 4.6.3), diplouñas sin conexión entre las ramas principal y secundaria (Figura 4.6.6) y rama secundaria bi o tripartida (Figura 4.6.7. D).
- El orden Parachela está definido por unas diplouñas con las ramas principal y secundaria conectadas (Figura 4.6.6) y por la ausencia de papilas.
- La familia Calohypsibiidae, representada en la Península Ibérica por el género *Calohypsibius*, se caracteriza por unas uñas tipo *calohypsibius* (Figura 4.6.7 N), es decir, sin tramo común (sinapomorfia).
- La familia Macrobiotidae se diferencia por tener unas diplouñas simétricas respecto al plano medio de la pata (Figura 4.6.8). Dentro de esta familia se diferencian los géneros *Dactylobiotus*, *Richtersius* y *Murrayon*, el primero caracterizado por unas diplouñas tipo *dactylobiotus*, con una banda cuticular que une las diplouñas de cada pata (Figura 4.6.7 G), el segundo diferenciado por una furca de los estiletes tipo *adorybiotus* (Figura 4.6.3) y unas lúnulas grandes y dentadas en todas las uñas (convergencia), y el tercero definido por unas diplouñas tipo *pullari* (Figura 4.6.7 C). El género *Macrobiotus* no mantiene su monofilia, porque incluye al género *Minibiotus* (Figura 5.4.55). Este último género, monofilético, se caracteriza por un conjunto único de características, que son homoplásicas en el árbol consenso *majority rule* (Figura 5.4.55): la presencia de *papulae* bucales (convergencia), tres macroplacoides con forma de gránulos redondos dentro del bulbo faríngeo (convergencia) y la ausencia de armadura bucal (reversión). Dentro del clado *Macrobiotus* + *Minibiotus* se distinguen cuatro clados definidos por un conjunto, único, de características homoplásicas: (1) uno se corresponde a las especies con armadura bucal completa, cutícula lisa o con poros muy pequeños y lúnulas del cuarto par de patas grandes (formado por *Macrobiotus grandis*, *Macrobiotus echinogenitus*, *Macrobiotus pallarii* y *Macrobiotus tetraplacoides*); (2) un segundo clado, formado por las especies de *Macrobitus* grupo *richtersi* (excepto

Macrobotus baltatus), que se define por una cutícula lisa, armadura bucal completa (con una sola fila de dientes en la banda de dientes posterior) y tres macroplacoides; (3) el tercer clado está formado por las especies del género *Minibiotus*, más *Macrobotus hystricogenitus* y *Macrobotus* n sp. (estas dos últimas especies forman un clado de especies ibéricas del *Macrobotus* grupo *tenuis* con la cutícula lisa, determinado por una sinapomorfía, presentar uñas tipo *macrobotus* pero formando un ángulo recto entre la rama principal y la rama secundaria) y *Macrobotus baltatus*, que se distingue por no tener banda de dientes anterior ni posterior en la armadura bucal; y (4) el cuarto clado se caracteriza por tener poros en la cutícula, armadura bucal con banda de dientes posterior y dos macroplacoides con forma de bastoncillos largos en el bulbo faríngeo, y está compuesto por las especies de *Macrobotus* grupo *hufelandi* (excepto *Macrobotus grandis*, *Macrobotus echinogenitus* y *Macrobotus pallarii*).

- Las especies de los géneros *Diphascon*, *Itaquascon*, *Astatumen*, *Platicrista* y *Hebesuncus* forman un clado, todos ellos con un aparato bucofaríngeo flexible o de tipo *diphascon* y la cutícula lisa (ambas características convergentes).
- Las especies del género *Ramazzottius* forman un clado caracterizado por dos órganos sensoriales elípticos dorsolaterales en la cabeza (no homoplásico según el resultado de este análisis).
- Las especies del género *Diphascon* son un grupo monofilético definido por un anillo de cutícula arrugada alrededor de la boca (sinapomorfía), aunque no hay evidencias concluyentes sobre las relaciones entre los dos subgéneros en los que se encuentra dividido.
- Las especies del género *Isohypsibius* aparecen en un clado junto a las especies *Doryphoribius flavus*, *Pseudobiotus augusti* y *Eremobiotus alicatai*, todos ellos presentan uñas tipo *isohypsibius* o *eremobiotus* (apomorfía) (Figura 4.6.7. H) y base de las mismas con lúnulas o espinas (convergencia).
- Las especies del género *Hypsibius* serían polifiléticas, encontrándose en el clado formado por la familia Hypsibiidae. Dos de ellas, *Hypsibius camelopardis* e *Hypsibius scabropygus*, presentan algún tipo de diseño en la cutí-

cula y las otras especies de *Hypsibius*, con la cutícula lisa (*Hypsibius dujardini*, *Hypsibius pallidus*, microps e *Hypsibius convergens*), está integrado en el clado formado por *Isohypsibius* + *Pseudobiotus* + *Eremobiotus* + *Doryphoribius*.

El análisis de *bootstrap* (Figura 5.4.55) sólo confirma la monofilia del orden Parachela, la de las familias Macrobiotidae y Calohypsibiidae, los géneros *Minibiotus* y *Dactylobiotus*, y los clados formados por los géneros *Itaquascon*-*Astatumen* y las especies *Macrobiotus hystricogenitus*-*Macrobiotus* n. sp.

El siguiente mejor resultado del análisis de simplicidad de Ratchet ha sido el ejecutado con OUT 0 como grupo externo, cuyos árboles consenso estricto y *majority rule* se presentan en las Figuras 5.4.56 y 5.4.57. El árbol consenso estricto de este análisis (Figura 5.4.56) muestra los mismos clados que el árbol estricto del análisis de simplicidad de Ratchet con el Fósil *Milnesium* (Figura 5.4.54) y el consenso *majority rule* con OUT 0 (Figura 5.4.57) es similar al obtenido con el Fósil *Milnesium* (Figura 5.4.55) en cuanto a la monofilia y definición de los géneros, pero no en cuanto a sus relaciones. En el árbol *majority rule* con OUT 0 (Figura 5.4.57) los taxones dentro del orden Parachela se dividen según si tienen *listerelle* dentro del bulbo faríngeo (el clado *Astatumen*-*Itaquascon*) o placoides (el resto de los taxones). El grupo de especies con placoides se subdivide en dos clados uno con los AIME con forma de gancho, simétrico o asimétrico no abrupto, de cresta o de anillo muy ancho y plano, y en otro sin AIME o con forma de gancho asimétrico abrupto (Figura 4.6.4). El primer clado se separa a su vez en otros dos: (1) uno con el aparato bucofaríngeo flexible o de tipo *diphascon* (convergencia), que incluye a los géneros *Hebesuncus*, *Platicrista* y *Diphascon*, y (2) otro con los taxones que presentan el aparato bucofaríngeo rígido (homoplasia), como por ejemplo, los del género *Hypsibius*, *Isohypsibius*, *Pseudobiotus* y otros. El segundo clado, sin AIME o con AIME con forma de gancho asimétrico abrupto, se subdivide en un clado formado por las especies del género *Ramazzottius*, definido por el AIME con forma de gancho asimétrico abrupto y por la presencia de órganos sensoriales elípticos (ambos caracteres sinapomórficos), y un segundo clado caracterizado por diplouñas con el ángulo entre las ramas principal y secundaria agudo y de perfil curvado (sinapomorfia). Este último clado se divide a su vez en la familia Calohypsibiidae y la familia Macrobiotidae (Figura 5.4.57). La familia Macrobiotidae se separa en tres líneas: una caracterizada por tener una furca tipo *adorybiotus* (sinapomorfia) (Figura 4.6.3) (*Richtersius*), otra definida por la presencia de *pillars* en la cutícula, que es una sinapomorfia del grupo formado por las especies de los géneros *Murrayon* y *Dactylobiotus* (de la subfamilia Murrayoninae), y la

tercera que se distingue por presentar diploúñas tipo *macrobiotus* con lúnulas pequeñas y aparato bucofaringeo rígido con lámina ventral y lamelas o lóbulos, compuesta por las especies de los géneros *Macrobiotus* y *Minibiotus* (las características que definen esta última línea evolutiva son convergentes, pero su conjunto supone una combinación única dentro del *phylum*) (Figura 5.4.57). El análisis *bootstrap* (Figura 5.4.57) sólo confirma los resultados del árbol estricto (Figura 5.4.56), excepto la monofilia del género *Diphascon*.



Figura 5.4.56: Árbol consenso estricto, con OUT 0 como grupo externo, de las especies ibéricas de Eutardigrada, obtenido con el análisis de simplicidad de Ratchet. Se indican las familias y los géneros a los que pertenece cada especie.

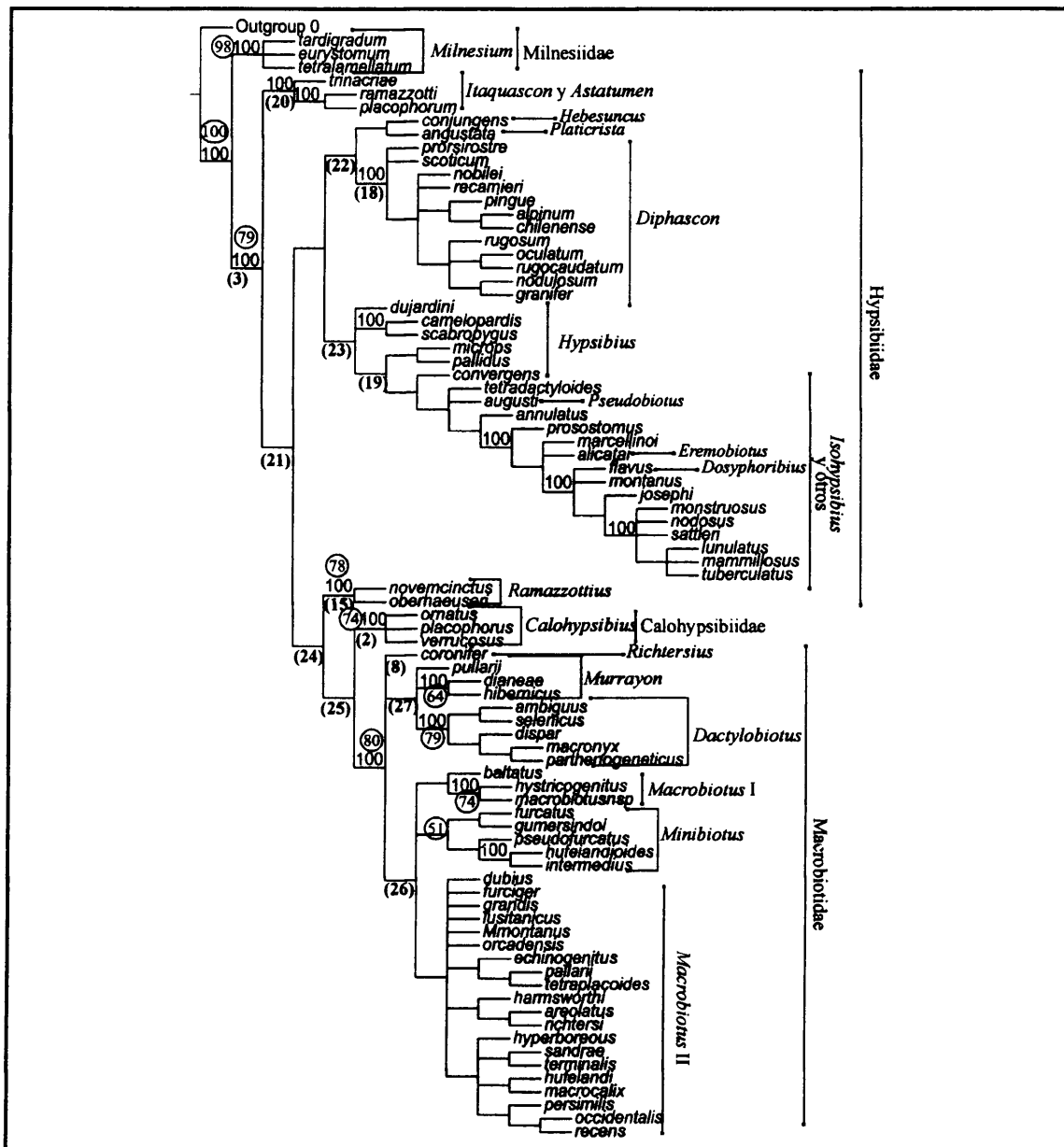


Figura 5.4.57: Árbol consenso *majority rule* obtenido con el análisis de simplicidad de Ratchet y con OUT 0 como grupo externo, de las especies ibéricas de Eutardigrada. Los números dentro de círculos indican el apoyo del análisis *bootstrap*. 100 indica los clados que aparecen en un 100% de los árboles analizados. Los números entre paréntesis señalan las características que definen los clados; números de (1) a (19) en Figura 5.4.55. (20) *listerelle* en el bulbo faríngeo; (21) placoides en el bulbo faríngeo; (22) aparato bucofaríngeo tipo *diphascos* o flexible; (23) aparato bucofaríngeo rígido (homoplasia); (24) AIME ausente o con forma de gancho asimétrico no abrupto; (25) ángulo agudo entre las ramas principal y secundaria y de perfil curvo; (26) diplouñas tipo *macrobiotus* y aparato bucofaríngeo rígido con lámina ventral; y (27) *pillars* en la cutícula.

Por último, los resultados del análisis de las especies ibéricas con *Thermozodium* resultan ser prácticamente iguales que los obtenidos con OUT 0. El árbol consenso estricto (Figura 5.4.58) es igual que el producido con OUT 0 como grupo externo (Figura 5.4.56) excepto porque el género *Diphascos* no es un grupo monofilético. El

árbol consenso *majority rule* con *Thermozodium* (Figura 5.4.59) presenta unas diferencias mínimas con el de OUT 0: primero, la familia Calohypsibiidae no es una politomía (como ocurría en el de OUT 0; Figura 5.4.57) sino que define las relaciones entre las tres especies ibéricas del género, y, segundo, la especie *Richtersius coronifer* pasa a formar parte del clado formado por los géneros *Macrobiotus* + *Minibiotus*, de forma que dicho clado se define, en este árbol (Figura 5.4.59), por presentar uñas tipo *macrobiotus*. El análisis *bootstrap* correspondiente (Figura 5.4.59) confirma los mismos grupos monofiléticos que el *bootstrap* con OUT 0 (Figura 5.4.57).

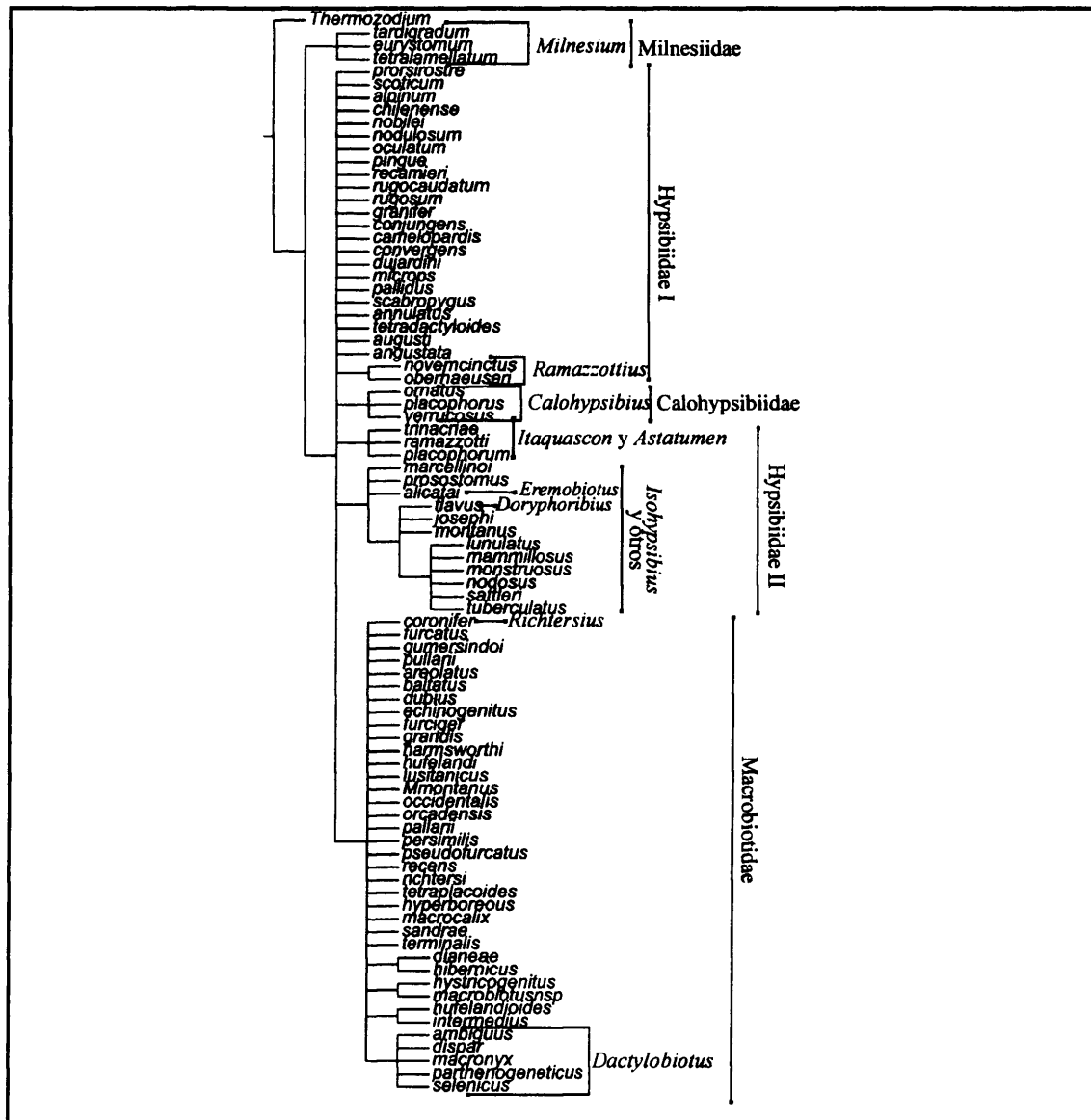


Figura 5.4.58: Árbol consenso estricto del análisis, con *Thermozodium* como grupo externo, de las especies ibéricas de Eutardigrada, obtenido con el análisis de simplicidad de Ratchet. Se indican las familias y los géneros a los que pertenece cada especie.

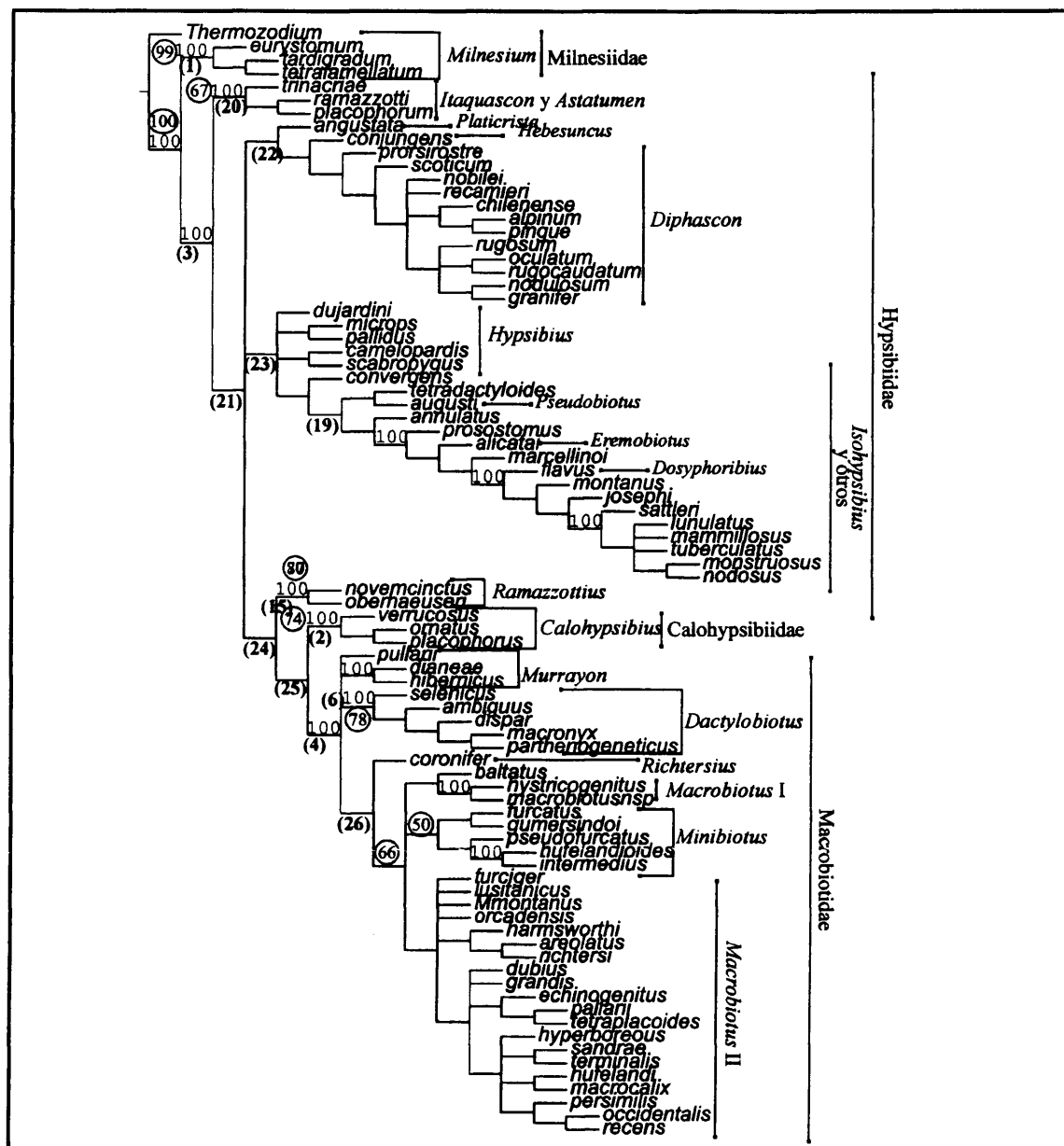


Figura 5.4.59: Árbol consenso *majority rule* obtenido con el análisis de simplicidad de Ratchet y con *Thermozodium* como grupo externo, de las especies ibéricas de Eutardigrada. Los números dentro de círculos indican el apoyo del análisis *bootstrap*. 100 indica los clados que aparecen en un 100% de los árboles analizados. Los números entre paréntesis señalan las características que definen los clados; números de (1) a (19) en Figura 5.4.55 y números de (20) a (27) en Figura 5.4.57.

Los árboles, consenso estricto y *majority rule* (Figuras 5.4.60 y 5.4.61), del análisis heurístico de las especies ibéricas de la clase Eutardigrada con el Fósil *Milnesium* como grupo externo, son los de mejores resultados. El grado de resolución del consenso estricto de este análisis es muy bajo (Figura 5.4.60), de hecho los únicos clados que se mantiene son los correspondientes al orden Parachela, la familia Macrobiotidae, la familia Calohypsibiidae, y los géneros *Ramazzottius*, *Calohypsibius*, *Dactylobiotus* y

Minibiotus, aparte, evidentemente, de los géneros que están representados por una sola especie en la Península Ibérica, es decir, *Richtersius*, *Doryphoribius*, *Eremobiotus*, *Astatumen*, *Hebesuncus*, *Pseudobiotus* y *Platicrista*. El árbol consenso *majority rule* está más resuelto (Figura 5.4.61) y en él se diferencian los dos clados correspondientes a los dos órdenes de la clase Eutardigrada, Apochela y Parachela, el primero definido por unas diplouñas sin conexión entre las ramas (Figura 4.6.6), la rama secundaria bi- o tripartida (Figura 4.6.7 D), papilas bucales y laterales (Figura 4.6.1), una furca de los estiletes tipo *milnesium* (Figura 4.6.3) y un bulbo faríngeo sin placoides ni *listerelle* y el segun-

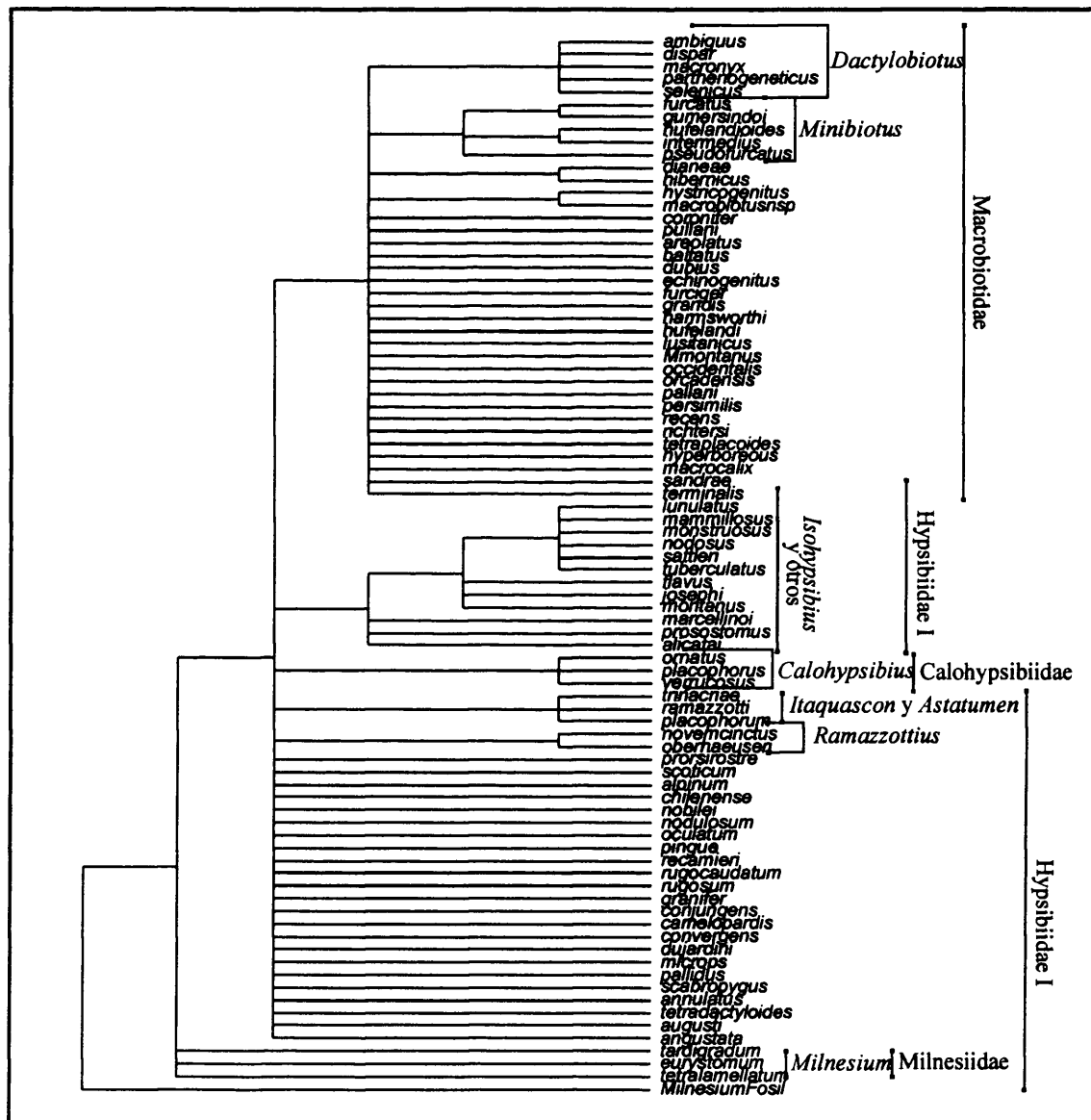


Figura 5.4.60: Árbol consenso estricto del análisis heurístico, con el Fósil *Milnesium* como grupo externo, de las especies ibéricas de Eutardigrada. Se indican las familias y los géneros a los que pertenece cada especie.

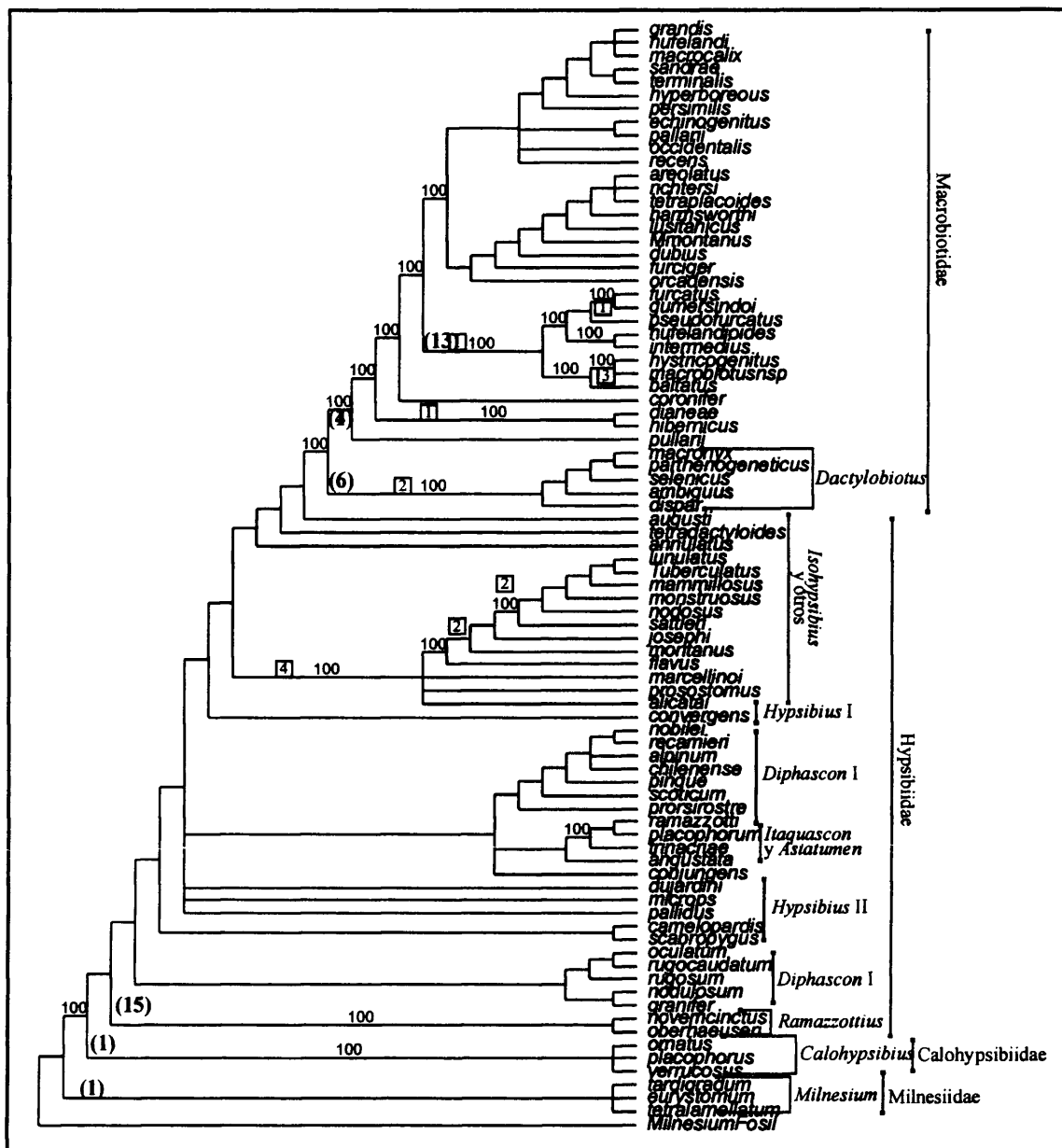


Figura 5.4.61: Árbol consenso *majority rule* obtenido obtenido del análisis heurístico y con el Fósil *Milnesium* como grupo externo, de las especies ibéricas de Eutardigrada. Los número dentro de cuadrados indican los valores del índice de Bremer. 100 indica los clados que aparecen en un 100% de los árboles analizados. Los números entre paréntesis señalan las características que definen los clados; números de (1) a (19) en Figura 5.4.55.

do, Parachela, definido por unas diplouñas en las que las ramas principal y secundaria están en contacto (Figura 4.6.6) y sin papilas. Además, se comprueba la monofilia de las familias Milnesiidae, Calohypsibiidae y Macrobiotidae, aunque no así la de la familia Hypsibiidae (Figura 5.4.61). No todas las especies ibéricas se agrupan conformando los géneros correspondientes. Así, las especies ibéricas del género *Hypsibius* no forman un clado, lo mismo que las especies de los géneros *Diphascon*, *Isohypsibius*, *Murrayon* y

Macrobiotus. Las especies del género *Minibiotus* aunque entre sí forman un clado, éste se encuentra entre las especies del género *Macrobiotus*, que no es monofilético. A continuación se detalla los caracteres que definen los clados obtenidos en el este análisis heurístico de las especies ibéricas de la clase Eutardigrada (Figura 5.4.61, Tablas 4.6.3 y 5.4.8):

- La familia Milnesiidae (que coincide con el orden Apochela) está representada por un solo género, *Milnesium*, caracterizado por las siguientes sinapomorfias: presencia de papilas cefálicas laterales y bucales (Figura 4.6.1), bulbo faríngeo sin placoides ni *listerelle*, furca de los estiletes tipo *milnesium* (Figura 4.6.3), diplouñas sin conexión entre las ramas principal (Figura 4.6.6) y secundaria y rama secundaria bi o tripartida (Figura 4.6.7. D).
- La familia Calohypsibiidae está representada en la Península Ibérica por el género *Calohypsibius*, ambos (familia y género) caracterizados por unas diplouñas tipo *calohypsibius* (Figura 4.6.7 N), es decir, sin tramo común.
- La familia Macrobiotidae se diferencia por tener unas diplouñas simétricas respecto al plano medio de la pata (Figura 4.6.8). Dentro de esta familia tan sólo son linajes independientes en el árbol propuesto (Figura 5.4.61) los géneros *Dactylobiotus* y *Richtersius*, el primero caracterizado por unas diplouñas tipo *dactylobiotus* con una banda cuticular que une las diplouñas de cada pata (Figura 4.6.7 G), y el segundo diferenciado por una furca de los estiletes tipo *adorybiotus* (Figura 4.6.3) y unas lúnulas grandes y dentadas en todas las uñas. El género *Murrayon* pierde su monofilia en este análisis, probablemente, manteniéndose unidas dos de las especies ibéricas (*Murrayon dianeae* y *Murrayon hibernicus*) que presentan estructuras salientes de los huevos similares, con forma de tubo (Figura 4.6.14), lo que no comparten con el otro representante del género, *Murrayon pullarii*. Tampoco *Macrobiotus* mantiene su monofilia en el cladograma (Figura 5.4.61), porque incluye al género *Minibiotus*. Este género, monofilético, está relacionado con las especies del género *Macrobiotus*; agrupándose por un conjunto único de características, que son homoplásicas en el árbol consenso *majority rule* (Figura 5.4.61): la presencia de *papulae* bucales (convergencia), tres macroplacoides con forma de gránulos redondos dentro del bulbo faríngeo (convergencia) y la ausencia de armadura bucal (reversión). Dentro del género *Macrobiotus* se distinguen dos clados: (1) uno se corres-

ponde a *Macrobiotus* grupo *hufelandi* (formado por *Macrobiotus grandis*, *M. hufelandi*, *M. macrocalix*, *M. sandrae*, *M. terminalis*, *M. hyperboreus*, *M. persimilis*, *M. echinogenitus*, *M. pallarii*, *M. occidentalis* y *M. recens*), definido, a su vez, por un conjunto único de características que son homoplásticas en este análisis: cutícula con poros, dos macroplacoides con forma de bastoncillo largo y microplacoides dentro del bulbo faríngeo, una armadura bucal, con sistema de crestas transversales y banda de dientes posterior (formada por varias filas de dientes), pudiendo aparecer o no la banda de dientes anterior, y unas estructuras salientes de los huevos con forma de cáliz invertido, y (2) el otro clado está formado por *Macrobiotus* grupo *richtersi*, junto a *M. tetraplacoides* (con cuatro macroplacoides en el bulbo faríngeo) y *M. dubius*, todos ellos con la cutícula lisa homoplasia en este análisis). El género *Minibiotus* junto con *Macrobiotus hystricogenitus*, *Macrobiotus* n sp. y *Macrobiotus baltatus* forman un clado definido por no presentar armadura bucal (homoplasia). *Macrobiotus hystricogenitus* y *Macrobiotus* n sp. forman un clado con las especies ibéricas del *Macrobiotus* grupo *tenuis* (determinado por una apomorfia, presentar uñas tipo *macrobiotus* con un ángulo recto entre la rama principal y la rama secundaria) con la cutícula lisa.

- Las especies *Pseudobiotus augusti*, *Isohypsibius tetradactyloides* e *Isohypsibius annulatus* aparecen en la base de un grupo junto a la familia Macrobiotidae, separada del resto de las especies del género *Isohypsibius*, debido a que presentan un sistema de crestas transversales en la armadura bucal y no tienen ni lúnulas ni espinas en la base de las diplouñas (homoplasias).
- El resto de las especies del género *Isohypsibius* aparecen en un clado junto a *Doryphoribius flavus* y *Eremobiotus alicatai*. Todos ellos presentan diplouñas tipo *isohypsibius* (Figura 4.6.7. H) y base de las mismas con lúnulas o espinas, ambas características convergentes en el árbol.
- El siguiente clado está formado por especies de los géneros *Diphascon* (aunque no su totalidad), *Itaquascon*, *Astatumen*, *Platicrista* y *Hebesuncus*, todas ellas con un aparato bucofaríngeo flexible o de tipo *diphascon* y la cutícula lisa (convergencias).
- Finalmente, hay un clado con el resto de las especies del género *Diphascon* que presentan la cutícula con algún tipo de diseño.

El análisis heurístico con los siguientes cladogramas más parsimoniosos es el efectuado con OUT 0 como grupo externo. El árbol consenso estricto (Figura 5.4.62), como ocurría en el análisis heurístico con el fósil *Milnesium*, está muy poco resuelto y, por ello, tan sólo confirma la monofilia de: (1) los dos órdenes de la clase Eutardigrada, (2) las familias Milnesiidae, Calohypsibiidae y Macrobiotidae, y (3) la de los géneros *Dactylobiotus*, *Diphascon* (además de la de su subgénero *Adropion*), *Calohypsibius*, *Itaquascon*, *Ramazzottius* y *Milnesium*.

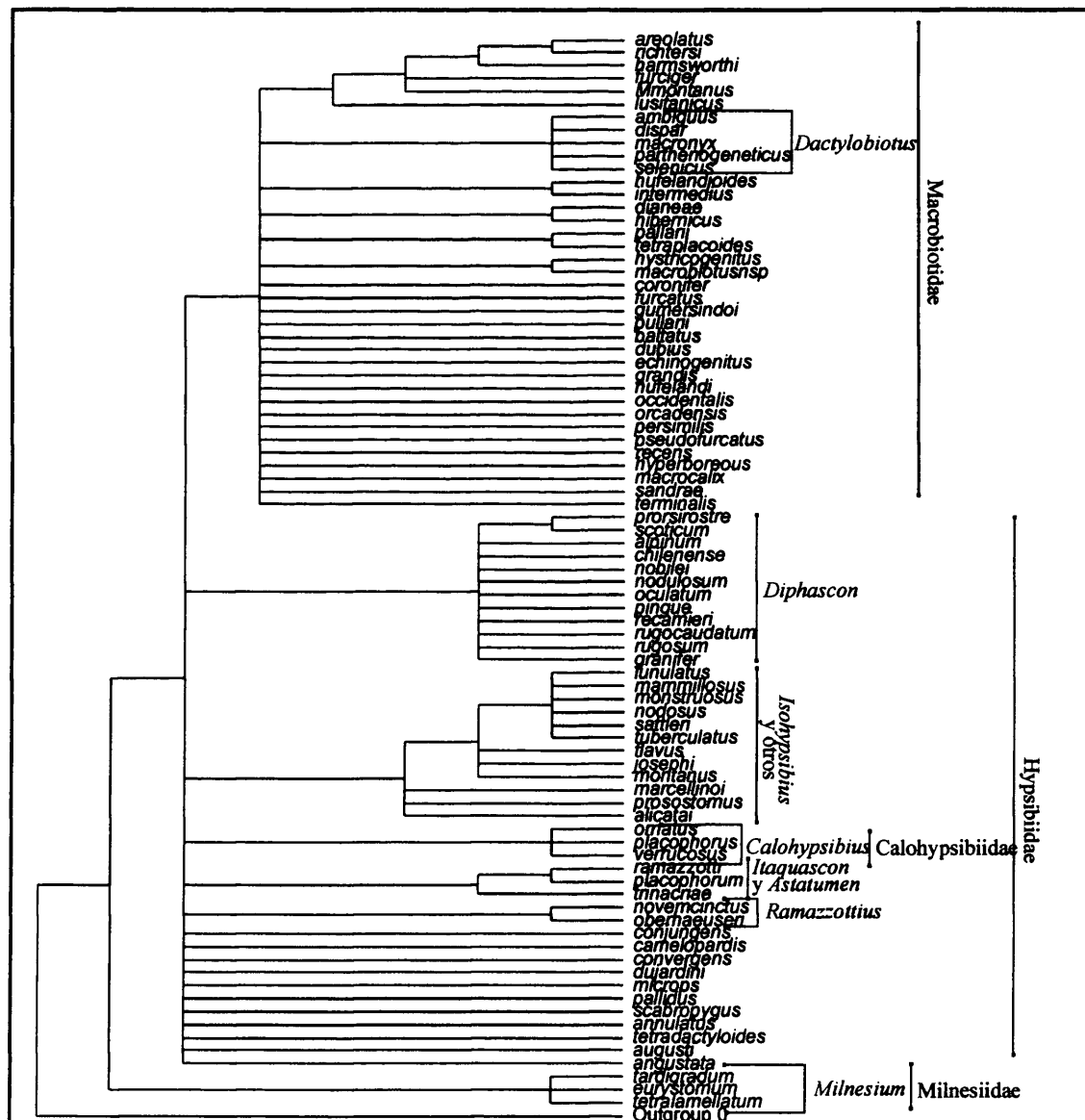


Figura 5.4.62: Árbol consenso estricto del análisis heurístico, con OUT 0 como grupo externo, de las especies ibéricas de Eutardigrada. Se indican las familias y los géneros a los que pertenece cada especie.

El análisis corrobora la existencia de dos clados: uno con los géneros *Itaquascon* y *Astatumen* grupos hermanos por una sinapomorfia, la presencia de *listerelle* en el bulbo bucofaringeo, y otro clado que engloba a las especies de *Macrobiotus* grupo *tenuis*; dicho clado está definido por unas diplouñas tipo *macrobiotus* con un ángulo recto entre las ramas principal y secundaria (apomorfia) y la cutícula lisa (homoplasia). El árbol consenso *majority rule* (Figura 5.4.63), más resuelto que el estricto (Figura 5.4.62), es

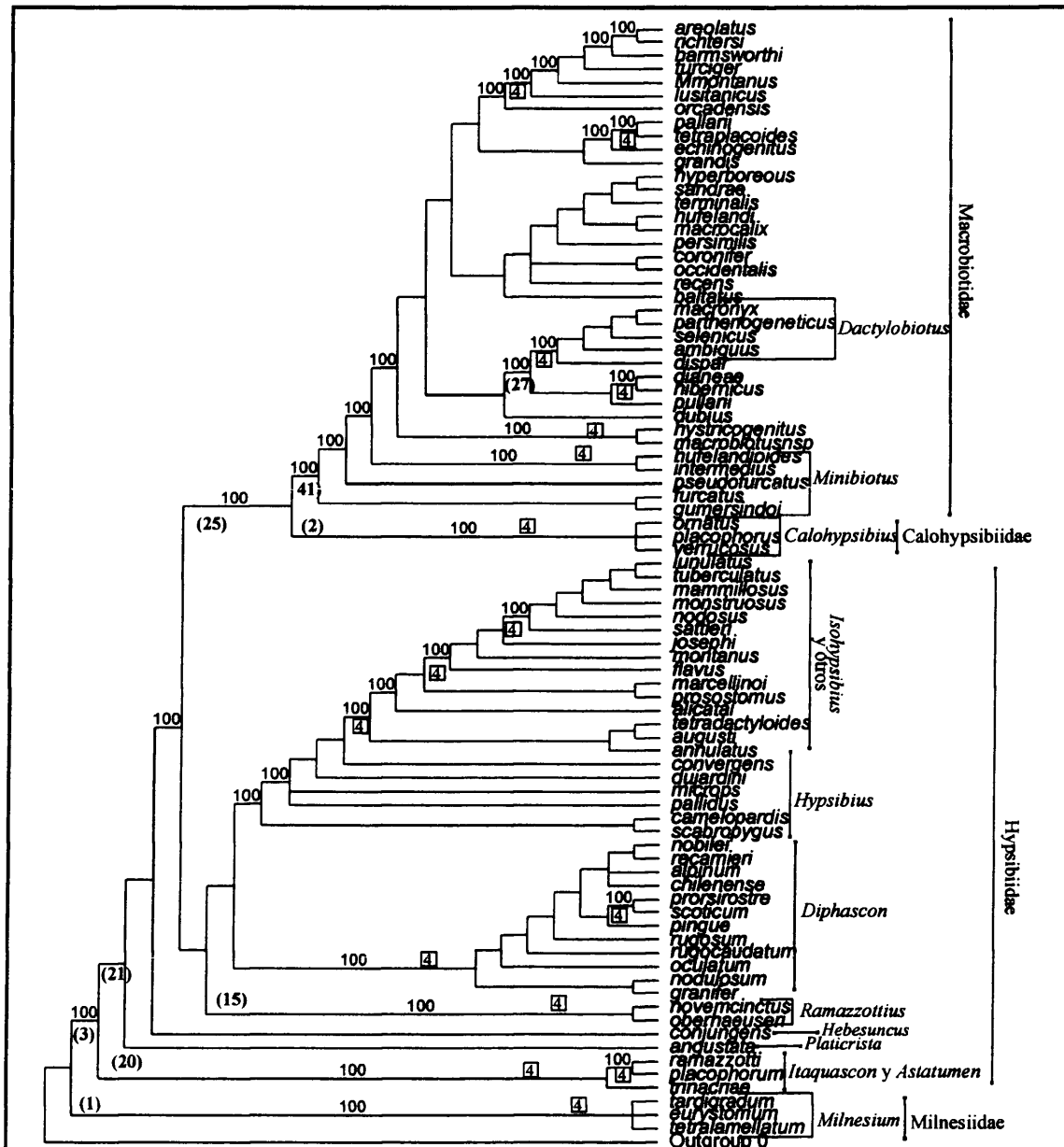


Figura 5.4.63: Árbol consenso *majority rule* obtenido del análisis heurístico y con OUT 0 como grupo externo, de las especies ibéricas de Eutardigrada. Los números dentro de cuadrados indican los valores del índice de Bremer. 100 indica los clados que aparecen en un 100% de los árboles analizados. Los números entre paréntesis señalan las características que definen los clados; números de (1) a (19) en Figura 5.4.55 y (20) a (27) en Figura 5.4.57.

bastante parecido al árbol *majority rule* con el Fósil *Milnesium* como grupo externo (Figura 5.4.61). Ambos coinciden en confirmar la monofilia de los dos órdenes de la clase Eutardigrada, Apochela y Parachela, la de las familias Milnesiidae, Calohypsibiidae y Macrobiotidae, no así la de la familia Hypsibiidae, y la monofilia de los géneros *Milnesium*, *Itaquascon*, *Ramazzottius*, *Calohypsibius* y *Dactylobiotus* (Figura 5.4.63). En este árbol, a diferencia del árbol con el Fósil *Milnesium*, se corrobora la monofilia de los géneros *Murrayon* (definido por la sinapomorfia: tener diplouñas tipo *pullari*; Figura 4.6.7 C) y *Diphascon* (definido por tener un anillo de cutícula arrugada alrededor de la boca, una sinapomorfia), mientras que *Hypsibius* continúa sin agrupar sus especies en un clado, situándose como parafiléticas, lo mismo que las especies de los géneros *Minibiotus* y *Macrobiotus*. El género *Isohypsibius* forma un clado junto con los otros géneros que tienen las uñas tipo *isohypsibius* o *eremobiotus* (Figura 4.6.7 Hy L): *Doryphoribius*, *Eremobiotus* y *Pseudobiotus* (Figura 5.4.63). El orden Parachela en este árbol *majority rule* (Figura 5.4.56) se divide: (1) en un clado compuesto por *Itaquascon placophorum*, *Itaquascon ramazzotti* y *Astatumen trinacriae* definido por la sinapomorfia de contener en el bulbo faríngeo *listerelle* y tener unos AIME con forma de anillo plano y ancho, y (2) otro clado, con el resto de las especies ibéricas de este orden, caracterizado por contener placoides y que rompe la monofilia de la familia Hypsibiidae (Figura 4.6.5). A continuación hay dos especies aisladas: *Hebesuncus conjungens*, que tiene los AIME con forma de gancho a simétrico a abrupto y *Platicrista angustata* que lo tiene con forma de anillo ancho y muy plano y presenta la furca de los estiletes con forma de cuchara (Figuras 4.6.3, 4.6.4 y 5.4.63). Las siguientes divergencias se definen por un lado por una sinapomorfia, diplouñas con un ángulo agudo y curvado entre las ramas principal y secundaria, tipo *calohypsibius*, *macrobiotus*, *pullari* y *calohypsibius* (Figuras 4.6.7 C, E, N), y, por otro lado, la presencia de unos AIME con forma de gancho simétrico, de gancho asimétrico no abrupto o de cresta y uñas tipo *hypsibius*, *isohypsibius* o *eremobiotus* (Figuras 4.6.4 y 4.6.7 H, I, L), que son homoplasia en el caso de *Richtersius coronifer* (cuyo AIME tiene forma de cresta) y las especies de los géneros *Hebesuncus*, *Platicrista*, *Itaquascon* y *Astatumen*, que tienen uñas tipo *hypsibius*. Otra particularidad de este árbol es que reúne en un mismo clado a las especies de *Murrayon* y *Dactylobiotus*, subgénero *Murrayoninae*, con la apomorfia de presentar *pillars* en la cutícula (Figura 5.4.63).

Finalmente, los resultados obtenidos al analizar las especies ibéricas con el género *Thermozodium* como grupo externo se presentan en las Figuras 5.4.64 y 5.4.65, árboles consenso estricto y *majority rule* respectivamente. En el árbol estricto (Figura 5.4.64) se

confirma de nuevo la monofilia de los dos órdenes de la clase Eutardigrada, la de las familias Milnesiidae, Calohysibiidae, Macrobiotidae e Hypsibiidae, y la de los géneros *Dactylobiotus*, *Minibiotus*, *Calohysibius*, *Itaquascon*, *Ramazottius* y *Milnesium*. Corroboración la existencia de un clado que une los géneros *Itaquascon* y *Astatumen*, definido como en los otros análisis, y otro clado que engloba a las especies de *Macrobiotus* grupo *tenuis* con cutícula lisa, definido por unas diplouñas tipo *macrobiotus* con un ángulo recto entre las ramas principal y secundaria (sinapomorfía). El árbol consenso *majority rule* (Figura 5.4.65) confirma la monofilia de las cuatro familias ibéricas de la

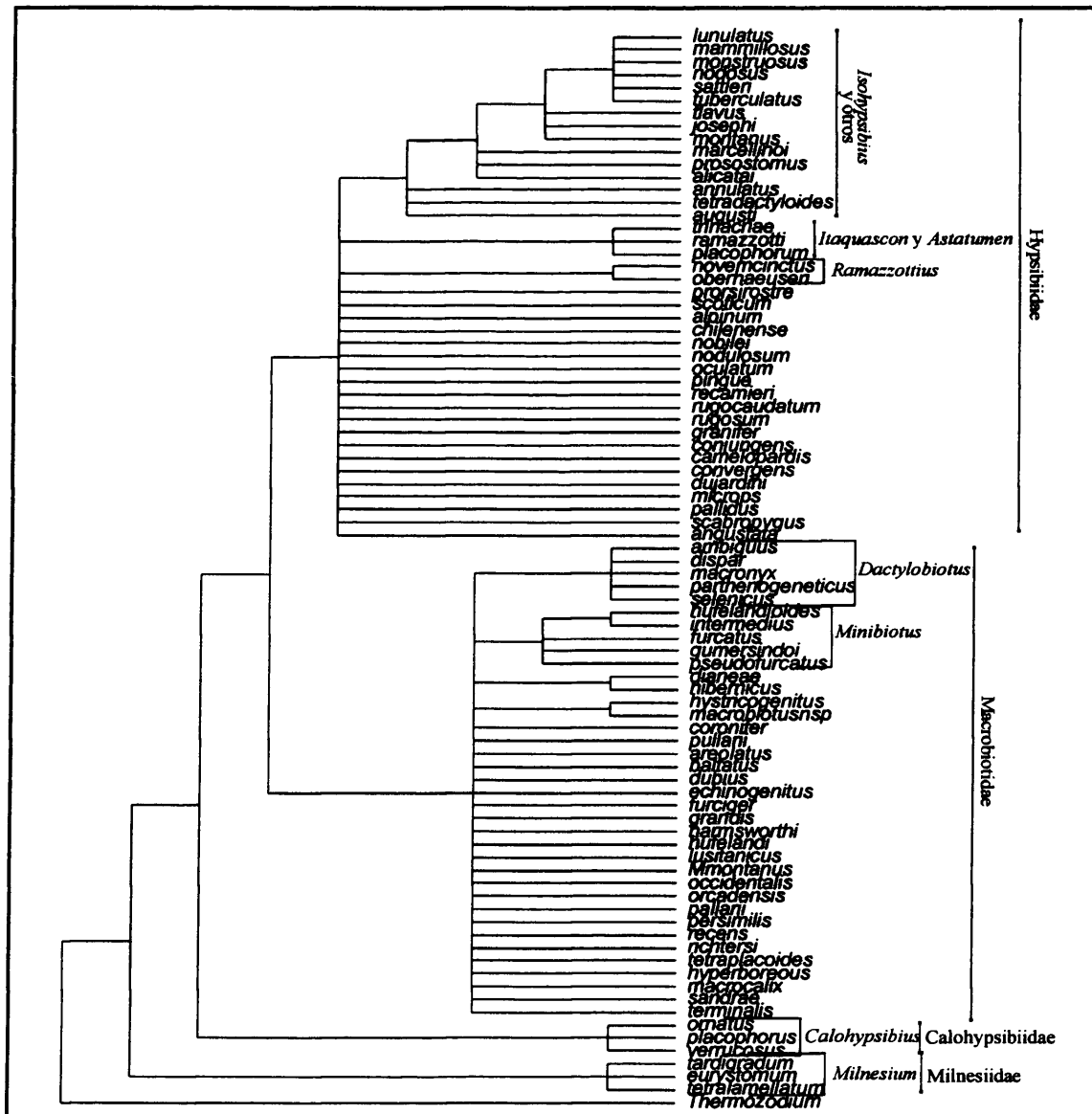


Figura 5.4.64: Árbol consenso estricto del análisis heurístico, con *Thermozodium* como grupo externo, de las especies ibéricas de Eutardigrada. Se indican las familias y los géneros a los que pertenece cada especie.

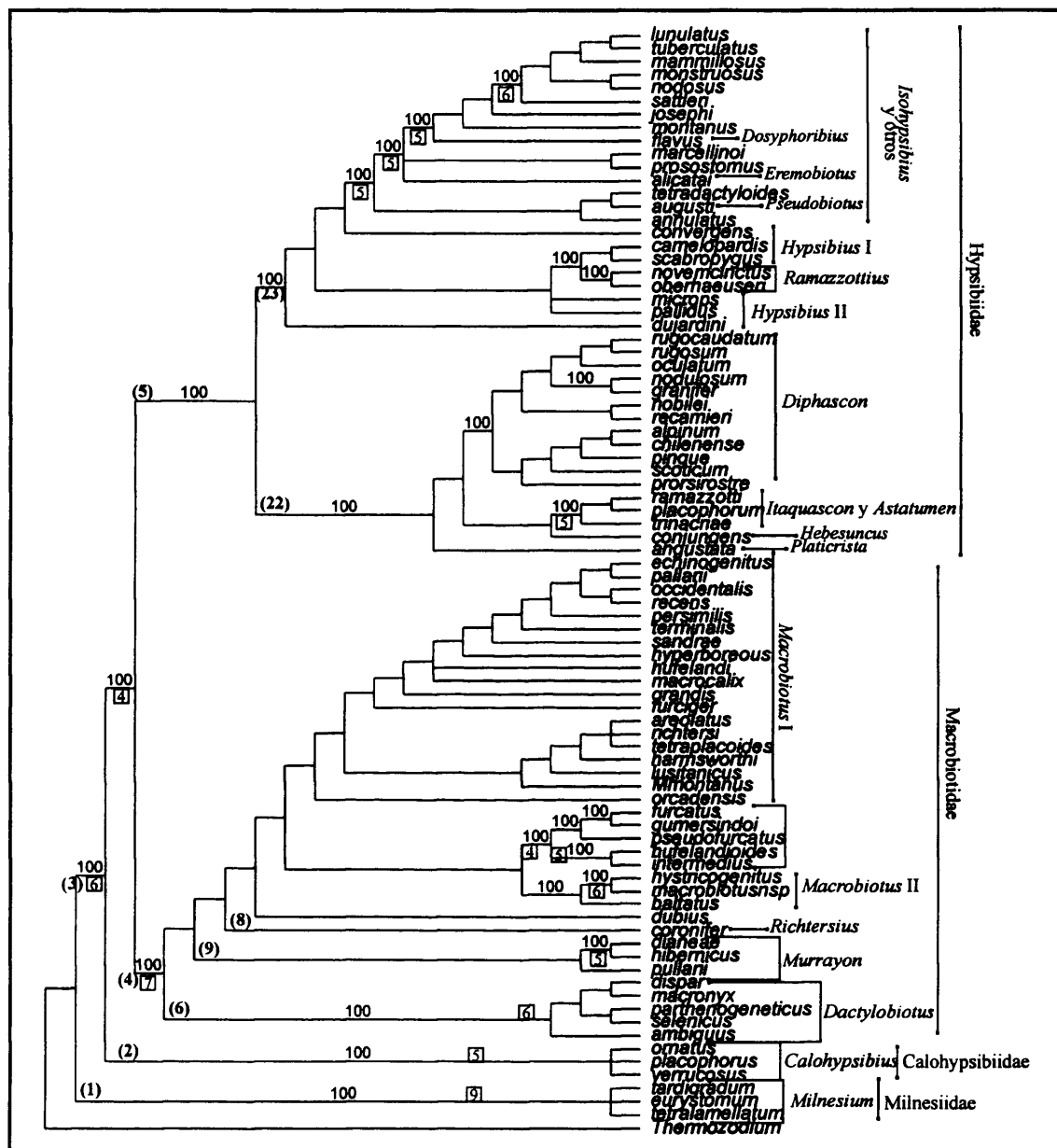


Figura 5.4.65: Árbol consenso *majority rule* obtenido del análisis heurístico y con *Thermozodium* como grupo externo, de las especies ibéricas de Eutardigrada. Los número dentro de cuadrados indican los valores del índice de Bremer. 100 indica los clados que aparecen en un 100% de los árboles analizados. Los números entre paréntesis señalan las características que definen los clados; números de (1) a (19) en Figura 5.4.55 y (20) a (27) en Figura 5.4.57.

clase Eutardigrada, y de todos los géneros salvo de tres. En primer lugar, las especies ibéricas del género *Isohypsibius*, como ya ocurría en los otros dos análisis, forman un clado, definido por tener las diplouñas tipo *isohypsibius* o *eremobiotus* (Figura 4.6.7 H, L), junto con las especies de los géneros *Doryphoribius*, *Pseudobiotus* y *Eremobiotus* (Figura 5.4.65). En segundo lugar, las especies del género *Hypsibius* no forman, de nuevo, un grupo monofilético y, en este análisis, además, están en un clado con las espe-

cies del género *Ramazzottius* (Figura 5.4.65). En tercer lugar, el género *Macrobiotus* resulta parafilético, ya que la especie *Macrobiotus baltatus* forma, junto con el clado de las especies de *Minibiotus*, un clado hermano al resto de las especies del género *Macrobiotus*, probablemente por la presencia en la cutícula de *Macrobiotus baltatus* de nueve franjas marrones (Figura 5.4.65). Este grupo de especies del género *Macrobiotus* se dividen en aquellas con estructuras saliente de los huevos con forma de cáliz invertido, que incluye a todas las especies de *Macrobiotus* grupo *hufelandi* y *Macrobiotus furciger*, y aquéllas con salientes de los huevos cónicos, tronco cónicos o con tubos, que incluye las especies de *Macrobiotus* grupo *richtersi* (menos *Macrobiotus furciger*) y *Macrobiotus tetraplacoides* (Figuras 4.6.14 y 5.4.65). En este árbol el orden Parachela se divide por la presencia o no de tramo común (sinapomorfía); con su ausencia se define el tipo de uña *calohypsibius* (Figura 4.6.7 N) y con ella la familia Calohypsibiidae. El grupo de taxones con diplouñas con tramo común se divide a su vez en dos familias, Macrobiotidae, con diplouñas simétricas (Figura 4.6.8) e Hypsibiidae, con conexión de las ramas de las uñas flexible; ambas son sinapomorfías. Dentro de Macrobiotidae los clados se definen, principalmente, por características de las diplouñas, mientras que dentro de Hypsibiidae la primera divergencia se debe al tipo de aparato bucofaringeo: (1) rígido (convergencia con los taxones de Macrobiotidae), que incluye al grupo de especies con diplouñas tipo *hypsibius* (convergencia) y los que tienen diplouñas tipo *isohypsibius* o *eremobiotus* (sinapomorfía), y (2) flexible o tipo *diphascón*, que se divide por órganos sensoriales (por ejemplo, la cutícula arrugada alrededor de la boca del género *Diphascón*) o estructuras del aparato bucofaringeo (por ejemplo, la furca con forma de cuchara o tipo *platicrista* (Figura 4.6.3) del género *Platicrista*).

Los resultados del análisis Bayesiano con los tres grupos externos se representan en tres árboles consenso *majority rule*, con sus correspondientes probabilidades posteriores, que se han representado en las Figuras 5.4.66, 5.4.67 y 5.4.68 (con el Fósil *Milnesium*, OUT 0 y *Thermozodium* como grupos externos respectivamente). En las Figuras 5.4.69, 5.4.70 y 5.4.71 se muestran las gráficas de los valores de verosimilitud de los análisis con cada uno de los grupos externos, que han proporcionado el número de árboles con los que construir los consensos (4.900.000 para cada uno de ellos). Los tres árboles consenso resultantes del análisis Bayesiano son prácticamente iguales (Figuras 5.4.66, 5.4.67 y 5.4.68). Los tres coinciden en la confirmación de los siguientes clados:

- El orden Apochela representado por un solo género, *Milnesium*, y caracterizado por las siguientes sinapomorfias: presencia de papilas cefálicas laterales y bucales (Figura 4.6.1), bulbo faríngeo sin placoides ni *listerelle*, furca de los estiletes tipo *milnesium* (Figura 4.6.3), diplouñas sin conexión entre las ramas principal (Figura 4.6.6) y secundaria y rama secundaria bi o tripartida (Figura 4.6.7. D).

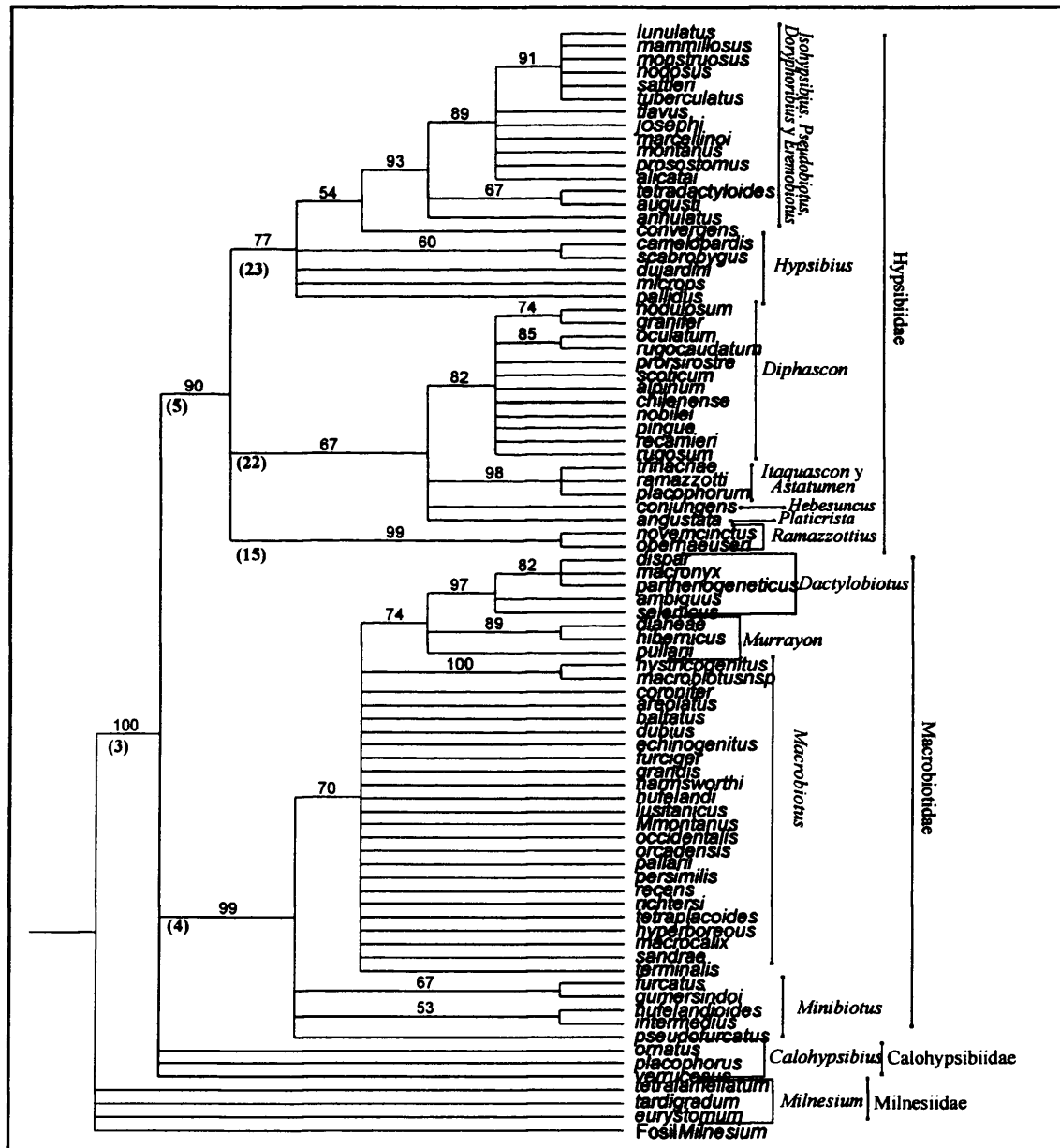


Figura 5.4.66: Árbol consenso *majority rule* obtenido del análisis bayesiano, con el Fósil *Milnesium* como grupo externo, de las especies ibéricas de Eutardigrada. Los números en los nodos indica el porcentaje de los árboles analizados en los que aparece. Los números entre paréntesis señalan las características que definen los clados; números de (1) a (19) en Figura 5.4.55 y (20) a (27) en Figura 5.4.57.

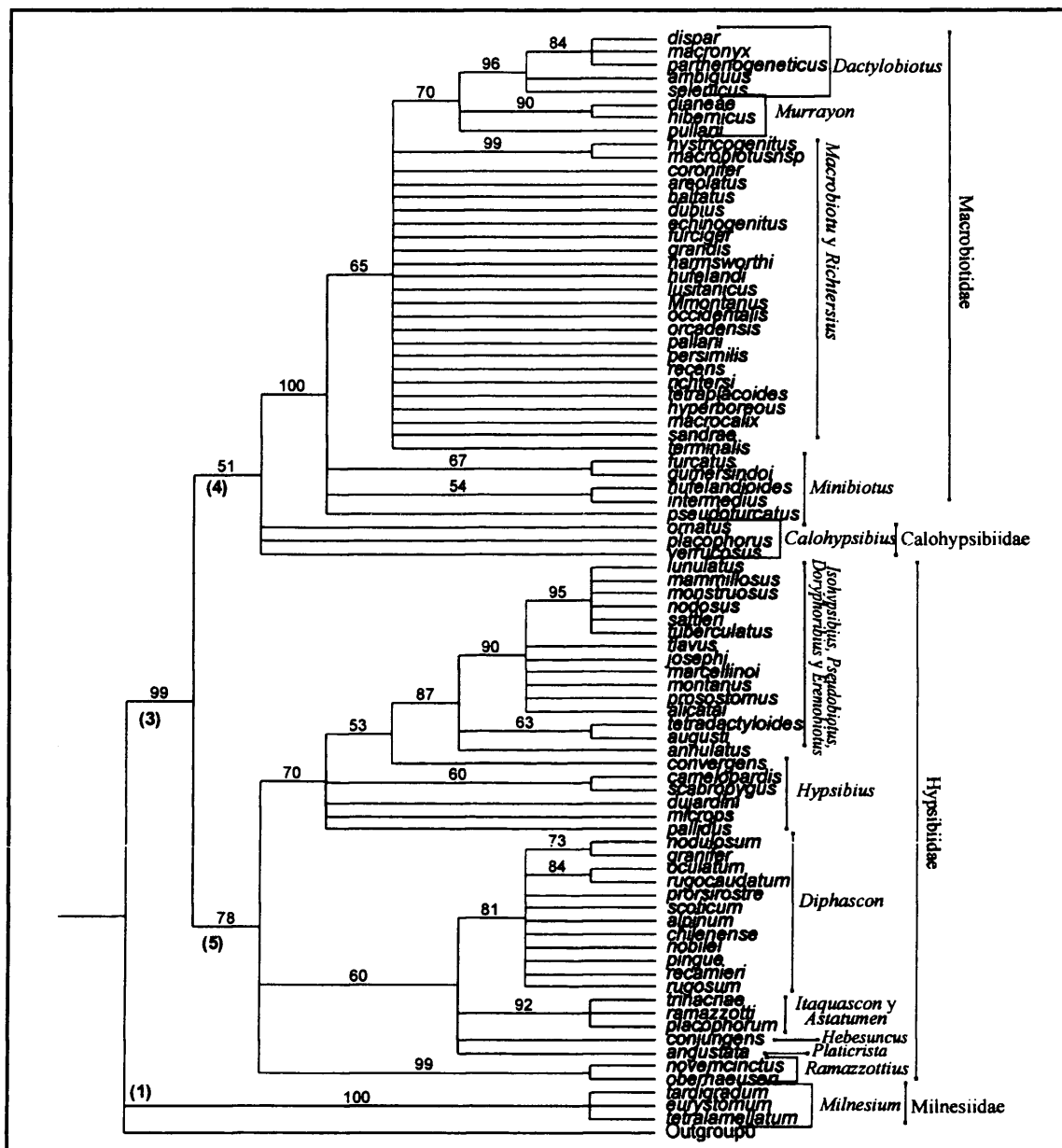


Figura 5.4.67: Árbol consenso *majority rule* obtenido del análisis bayesiano, con OUT 0 como grupo externo, de las especies ibéricas de Eutardigrada. Los números en los nodos indica el porcentaje de los árboles analizados en los que aparece. Los números entre paréntesis señalan las características que definen los clados; números de (1) a (19) en Figura 5.4.55.

- El orden Parachela de la clase Eutardigrada, que queda definido por presentar diplouñas con las ramas principal y secundaria conectadas (Figura 4.6.6) y no tener papilas.
- La familia Hypsibiidae, que tiene una conexión flexible entre las ramas principal y secundaria (Figura 4.6.6). Dentro de esta familia aparecen tres líneas: (1) una que distingue a las especies con el aparato bucofaríngeo rígido (convergencia) y sin órganos sensoriales elípticos, incluyendo las espe-

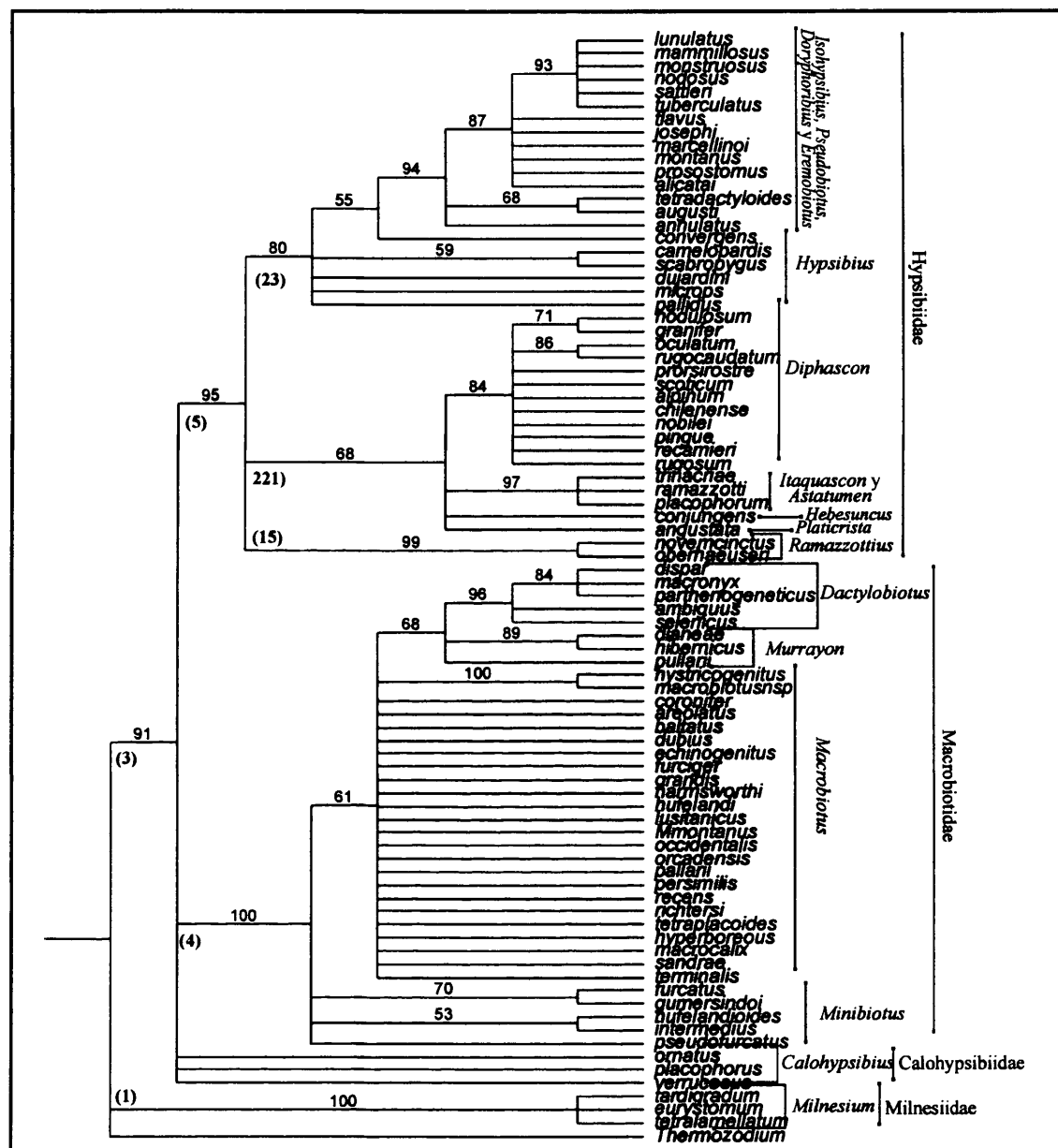


Figura 5.4.68: Árbol consenso *majority rule* obtenido obtenido del análisis bayesiano, con *Thermoiodium* como grupo externo, de las especies ibéricas de Eutardigrada. Los números en los nodos indica el porcentaje de los árboles analizados en los que aparece. Los números entre paréntesis señalan las características que definen los clados; números de (1) a (19) en Figura 5.4.55 y (20) a (27) en Figura 5.4.57.

cies de los géneros *Isohypsibius* e *Hypsibius*, no monofiléticos en este análisis, (2) la segunda caracterizada por tener el aparato bucofaríngeo flexible o de tipo *diphascon*, agrupando, por un lado al género *Diphascon* (caracterizado por presentar un anillo de cutícula arrugada alrededor de la boca, sinapomorfía), por otro lado, a un grupo de especies de los géneros *Astatumen* e *Itaquascon*, que pierden su monofilia (la sinapomorfía de este

clado es la presencia de *listerelle* en el bulbo faríngeo) y, por último, a las especies de los géneros *Hebesuncos* (definido por unos AIME con forma de gancho asimétrico abrupto; Figura 4.6.4) y *Platicrista* (caracterizado por una furca con forma de cuchara y unos AIME con forma de anillo muy ancho y plano; Figuras 4.6.3 y 4.6.4), y (3) un último clado formado por las especies ibéricas de *Ramazzottius*, que se distingue por las sinapomorfias tener órganos sensoriales elípticos y presentar los AIME con forma de gancho asimétrico no abrupto.

- La familia Macrobiotidae, caracterizada por unas diplouñas simétricas (apomorfia) con conexión rígida. Esta familia se divide en un clado con las especies que tienen un aparato bucofaríngeo con lamelas bucales, y una politomía con las especies del género *Minibiotus*. El clado definido por la presencia de lamelas contiene dos grupos monofiléticos claramente distinguibles: (1) un clado con las especies del género *Dactylobiotus* (que se distingue por tener uñas tipo *dactylobiotus*) junto a las especies de *Murrayon* (aunque aquí no resultan agrupadas), y que se define por presentar *pillars* en la cutícula, y (2) otro clado con las especies de *Macrobiotus* grupo *tenuis* (distinguible por la presencia de diplouñas tipo *macrobiotus* con un ángulo recto entre las ramas principal y secundaria) con la cutícula lisa.

Las especies del orden Apochela, y por tanto de la familia Milnesiidae, constituyen un grupo monofilético en el consenso *majority rule* con OUT 0 y con *Thermozodium* (5.4.67 y 5.4.68, respectivamente), mientras que en el consenso con el fósil *Milnesium* se produce una politomía entre dichas especies (5.4.66). Las especies de la familia Calohypsibiidae no son apoyadas como un grupo monofilético en ninguno de los tres árboles (5.4.66, 5.4.67 y 5.4.68); tanto en el consenso *majority rule* con el

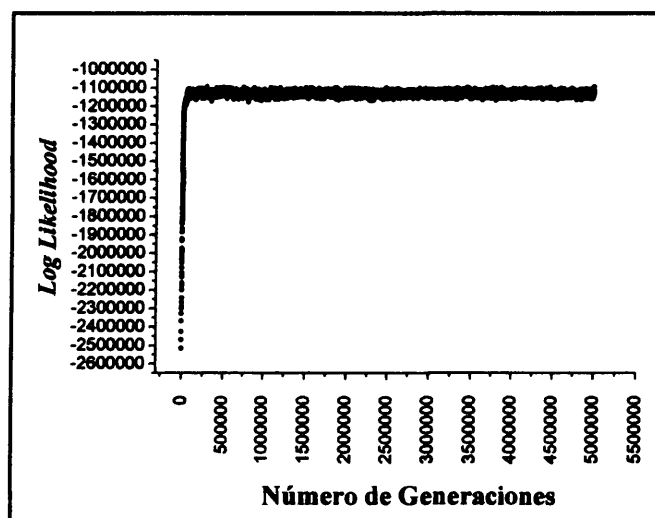


Figura 5.4.69: Gráfica de los valores de verosimilitud (tomando su logaritmo; *log likelihood*) frente al número de generaciones, obtenidas con el análisis bayesiano de las especies ibéricas de Eutardigrada, con el Fósil *Milnesium* como grupo externo.

Fósil *Milnesium* como en el de *Thermozodium* forman una politomía en la base del clado Parachela (5.4.66 y 5.4.68), y en el consenso con OUT 0 forma una politomía en la región basal del clado Macrobiotidae (5.4.67).

El análisis de la evolución de los caracteres se realizará sobre los árboles consenso de los análisis filogenéticos que han tenido los mejores resultados, a saber: el árbol consenso *majority rule* del análisis de simplicidad de Ratchet con el Fósil *Milnesium* como grupo externo (Figura 5.4.55) y los cuatro árboles consenso *majority rule* de los análisis Bayesianos (Figuras 5.4.66, 5.4.67 y 5.4.68). Las

dicotomías propuestas en el árbol *majority rule* del análisis de simplicidad Ratchet con el Fósil *Milnesium* como grupo externo (Figura 5.4.55) se definen en general con esta-

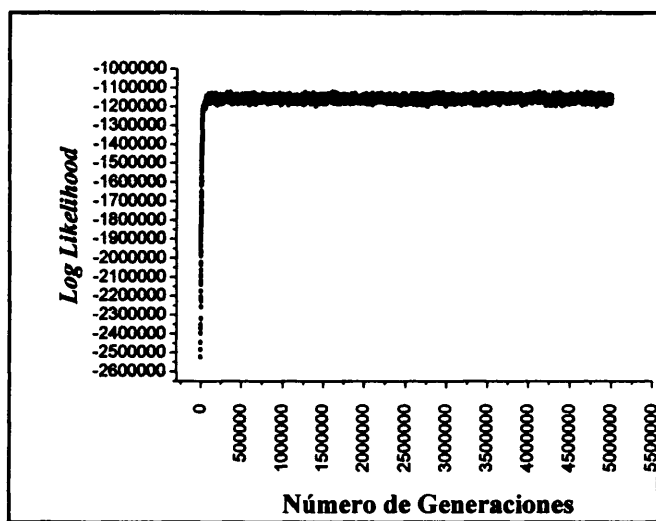


Figura 5.4.71: Gráfica de los valores de verosimilitud (tomando su logaritmo; *log likelihood*) frente al número de generaciones, obtenidas con el análisis bayesiano de las especies ibéricas de Eutardigrada, con *Thermozodium* como grupo externo.

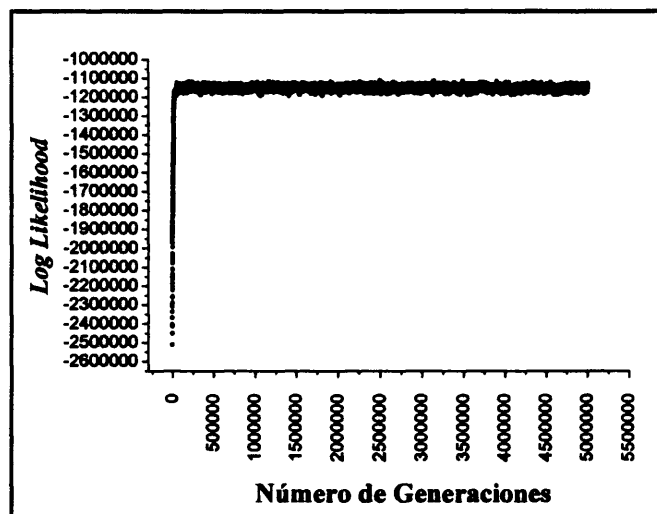


Figura 5.4.70: Gráfica de los valores de verosimilitud (tomando su logaritmo; *log likelihood*) frente al número de generaciones, obtenidas con el análisis bayesiano de las especies ibéricas de Eutardigrada, con OUT 0 como grupo externo.

dos de carácter no homoplásicos. Ya se han mencionado aquéllos que definen a los órdenes y familias de la clase Eutardigrada. El orden Parachela presenta tres líneas evolutivas según las características de las diplouñas: asimétricas sin tramo común (Calohypsibiidae), simétricas (Macrobiotidae) y con una conexión flexible entre las ramas principal y secundaria y asimétricas (Hypsibiidae) (Figura 5.4.55). La familia Macrobiotidae se divide a

su vez según el tipo de uñas: tipo *dactylobiotus* (*Dactylobiotus*) o con pedúnculo (*Richtersius*, *Murrayon*, *Macrobiotus* y *Minibiotus*), que se subdivide a su vez por características, en este caso convergentes, como por ejemplo, el tipo de márgenes de las lúnulas o el diseño de la cutícula (Figura 5.4.55). La familia Hypsibiidae se distingue por: (1) la presencia de órganos sensoriales, los órganos sensoriales elípticos dorsolaterales en *Ramazzottius* (sinapomorfia), (2) la presencia de los lóbulos en *Hypsibius* (convergencia), (3) por características de las uñas (tipo *hypsibius* o *isohypsibius*) o (4) el tipo aparato bucofaríngeo (rígido o tipo *diphascon*) que son convergencias en distintas líneas evolutivas. Los árboles consenso obtenidos con el análisis Bayesiano (Figuras 5.4.66, 5.4.67 y 5.4.68) presentan las mismas divisiones basales que el de simplicidad de Ratchet (Figura 5.4.55), como la de los órdenes Apochela (aunque en el árbol Bayesiano con el Fósil *Milnesium* este orden no ve sustentada su monofilia, sí lo es en los otros dos árboles y con unas probabilidades del 100%) y Parachela, y los tres clados dentro de Parachela según los tipos de diplouñas (aunque las especies del género *Calohypsibius* no forman un clado). La división dentro de la familia Hypsibiidae es distinta en el análisis Bayesiano hay tres líneas: (1) una con los representantes con el tubo bucal rígido (convergencia) con lóbulos alrededor de la boca (sinapomorfia), formado por las especies de los géneros *Isohypsibius* e *Hypsibius*, (2) otra con los que tienen el tubo bucal flexible o de tipo *diphascon*, compuesto por las especies de los géneros *Diphascon*, *Itaquascon*, *Astatumen*, *Hebesuncus* y *Platicrista*, y (3) la tercera línea evolutiva con las especies que tienen el tubo bucal rígido (convergencia) y con órganos sensoriales elípticos dorsolaterales (sinapomorfia), integrada por el género *Ramazzottius*.

En general, los caracteres referentes a la cutícula son homoplásicos en las distintas líneas evolutivas (por ejemplo, la presencia de franjas marrones en especies de *Calohypsibiidae* e *Hypsibiidae*, o los tubérculos existentes en especies del género *Calohypsibius* y *Diphascon*) o autapomorfias (por ejemplo la cutícula arrugada de *Dactylobiotus selenicus*), y rara vez son sinapomorfias, pero siempre en clados terminales (por ejemplo, la granulación en la cutícula de dos especies de *Diphascon*) (Tablas 4.6.6 y 5.4.8). Con los órganos sensoriales ocurre algo parecido, pueden ser homoplasias (por ejemplo, los *papulae* presentes en *Minibiotus* y *Calohypsibius*, o las lamelas en el género *Minibiotus* cuando se encuentra entre las especies del género *Macrobiotus*; Figura 5.4.78), o sinapomorfias (por ejemplo, las papilas bucales y laterales de *Milnesium*, los órganos elípticos dorsolaterales de *Ramazzottius* o el anillo de cutícula

arrugada alrededor de la boca del género *Diphascon*) (Tablas 4.6.6 y 5.4.8). Respecto al tipo de aparato bucofaríngeo, el rígido aparece en distintas líneas evolutivas (tanto en los resultados de simplicidad de Ratchet como en los Bayesianos; Figuras 5.4.55, 5.4.66, 5.4.67 y 5.4.68, respectivamente) mientras que el tipo flexible o el de tipo *diphascon*, ambos con tubo faríngeo con refuerzo cuticular en espiral, son sinapomórficos en las especies de los géneros *Diphascon*, *Itaquascon*, *Astatumen*, *Hebesuncus* y *Platicrista* (Tablas 4.6.6 y 5.4.8). Otros aspectos del aparato bucofaríngeo como la armadura bucal, el contenido del aparato bucofaríngeo y el tipo de placoides, contienen convergencias y/o reversiones, son autapomorfias (por ejemplo, la ausencia de soporte de los estiletes de *Astatumen trinacrinae*) o sinapomorfias (por ejemplo, furca de los estiletes tipo *milnesium*) (Tablas 4.6.6 y 5.4.8). Las características de las diplouñas definen grupos basales de los cladogramas (las familias Calohypsibiidae, Macrobiotidae o Hypsibiidae) con una mezcla de caracteres convergentes (asimetría de las diplouñas respecto al plano medio de la pata o la presencia de tramo común en las uñas) y sinapomorfias (simetría de las diplouñas respecto al plano medio de la pata o la conexión flexible entre las ramas de las diplouñas) (Tablas 4.6.6 y 5.4.8). Otros caracteres de las uñas son sinapomorfias (presencia de banda cuticular entre las diplouñas de una misma pata, que definen al género *Dactylobiotus*, la presencia de pedúnculo en el clado *Richtersius*, *Macrobiotus*, *Minibiotus* y *Murrayon*, rama secundaria bi o tripartida, y algunos tipos de diplouñas, por ejemplo, el tipo *isohypsibius*, *dactylobiotus* o *milnesium*) u homoplasias (conexión rígida entre las ramas de las diplouñas, en Calohypsibiidae y Macrobiotidae y algunos tipos de diplouñas como la tipo *hypsibius*, presente en los géneros *Hypsibius*, *Ramazzottius* y *Diphascon*, o la granulación en las patas en todo Macrobiotidae, que desaparece en *Minibiotus gumersindoi* y *Minibiotus furcatus*) (Tablas 4.6.6 y 5.4.8). Finalmente, los caracteres de los huevos presentan múltiples convergencias, reversiones y paralelismos (Tablas 4.6.6 y 5.4.8).

El análisis NJ de las especies ibéricas de la clase Eutardigrada ha producido tres árboles, uno para cada uno de los tres grupos externos utilizados en el estudio, el Fósil *Milnesium*, OUT 0 y *Thermozodium* (Figuras 5.4.72, 5.4.73 y 5.4.74, respectivamente). Tal y como ha sucedido en el análisis Bayesiano, estos tres árboles NJ son prácticamente iguales. En todos ellos se confirma la existencia de (Figuras 5.4.72, 5.4.73 y 5.4.74):

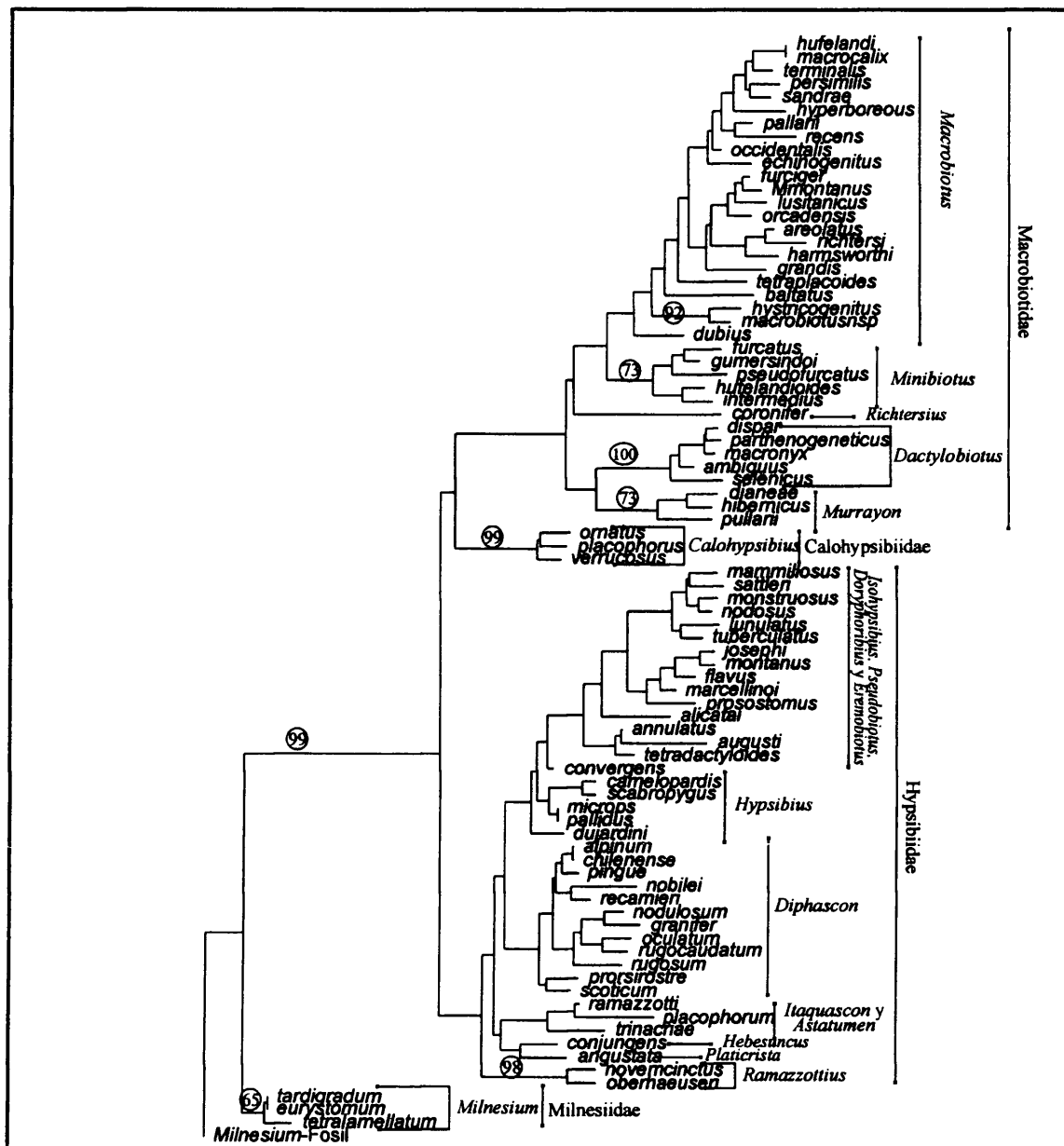


Figura 5.4.72: Árbol obtenido del análisis NJ, con el Fósil *Milnesium*, de las especies ibéricas de Eutardigrada. Los números dentro de círculos indican el apoyo del análisis *bootstrap*.

- El orden Parachela de la clase Eutardigrada definido por presentar diplouñas con las ramas principal y secundaria conectadas (Figura 4.6.6) y sin papilas y el orden Apochela (y por tanto de la familia Milnesiidae) caracterizado por la presencia de papilas cefálicas laterales y bucales (Figura 4.6.1), bulbo faríngeo sin placoides ni *listerelle*, furca de los estiletes tipo *milnesium* (Figura 4.6.3), diplouñas sin conexión entre las ramas principal y secundaria (Figura 4.6.6) y rama secundaria bi o tripartida (Figura 4.6.7. D).

- Dos grupos en el orden Parachela: uno definido por la conexión rígida de las ramas de las diplouñas y un ángulo agudo entre las ramas de la diplouñas, con perfil curvado, formado por las familias Calohypsibiidae y Macrobiotidae, y otro por la conexión flexible entre las ramas de las diplouñas, compuesto por una sola familia, Hypsibiidae.
- La existencia en la familia Hypsibiidae de: (1) un grupo con órganos elípticos dorsolaterales y AIME con forma de ganchos asimétricos no abruptos, integrado por el género *Ramazzottius* y (2) otro grupo caracterizado por los

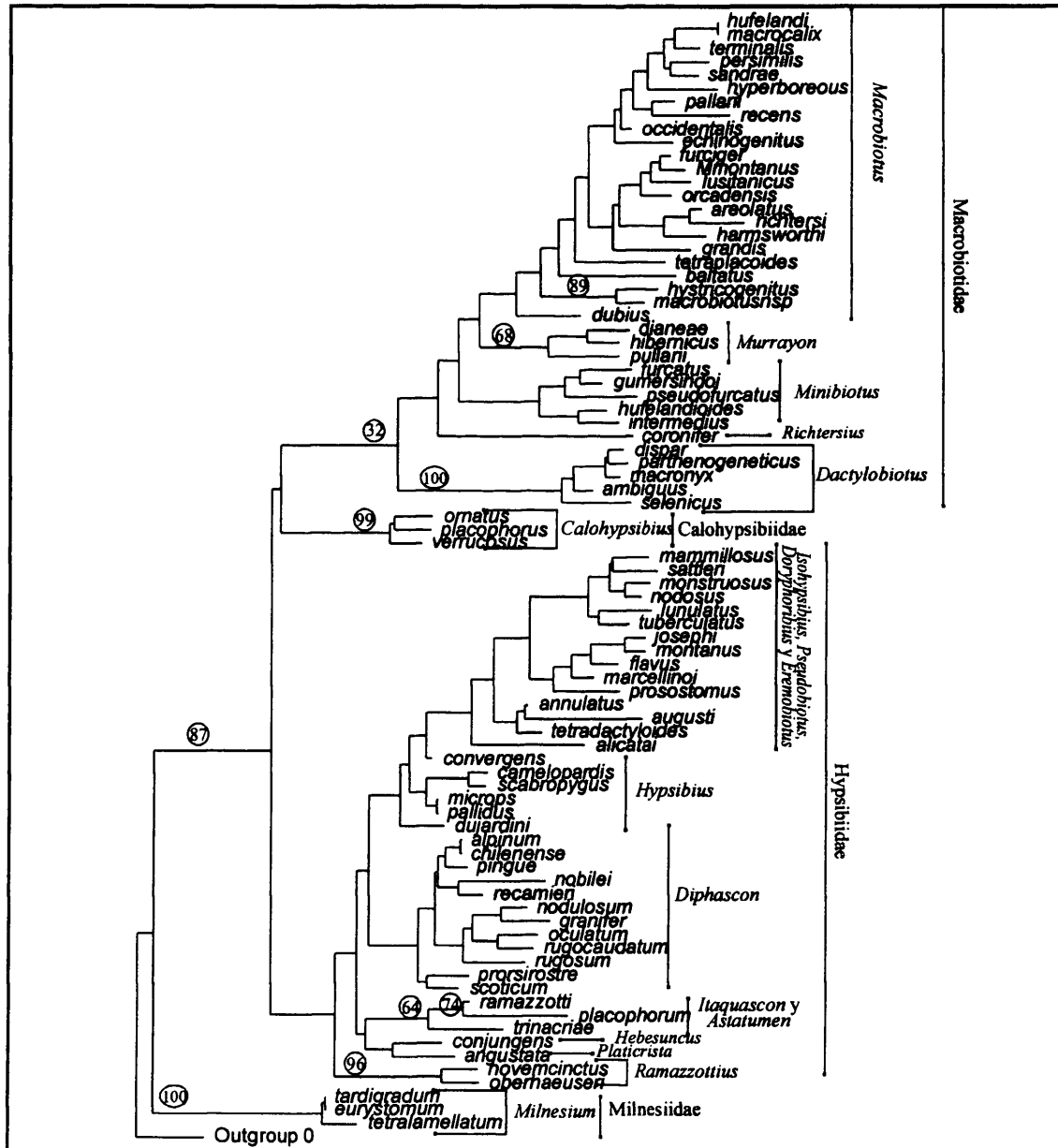


Figura 5.4.73: Árbol obtenido del análisis NJ, con OUT 0, de las especies ibéricas de Eutardigrada. Los números dentro de círculos indican el apoyo del análisis *bootstrap*.

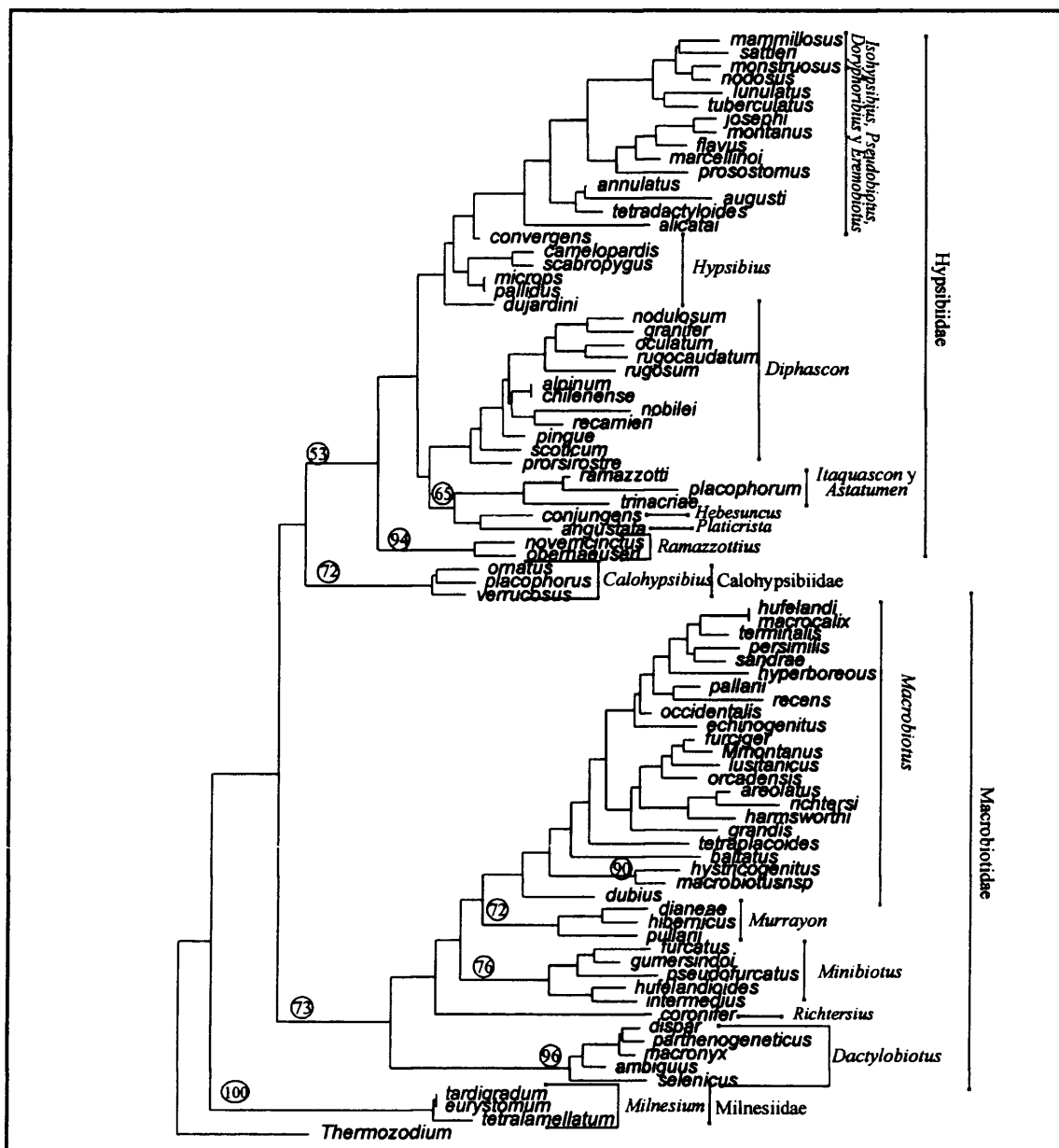


Figura 5.4.74: Árbol obtenido del análisis NJ, con *Thermozodium*, de las especies ibéricas de Eutardigrada. Los números dentro de círculos indican el apoyo del análisis *bootstrap*.

AIME con formas distintas a la anterior (es decir, ganchos asimétricos no abruptos, crestas, anillos planos, etc.; Figura 4.6.4) y presencia de lóbulos, anillos de cutícula arrugada o no tienen ninguna estructura sensorial alrededor de la boca. Este último grupo se divide a su vez en: (1) aquellos taxones con AIME con forma de gancho asimétrico abrupto o anillo ancho y plano, que a su vez se divide en *Astatumen-Itaquascon* definidos por la presencia de *listerelle* en el bulbo faíngeo y *Hebesuncus-Platicrista* por tener un aparato bucofaríngeo tipo *diphascon* con dos macroplacoides; y (2)

aquellos taxones con AIME con forma de gancho simétrico o cresta. Este último grupo incluye dos conjuntos de especies definidos por la presencia de órganos sensoriales: lóbulos bucales (formado por las especie de los géneros *Doryphoribius*, *Pseudobiotus*, *Eremobiotus*, *Isohypsibius* e *Hypsibius*) o un anillo de cutícula arrugada alrededor de la boca (compuesto por el género *Diphascon*, que se divide en dos grupos correspondientes a los subgéneros, *Adropion* y *Diphascon*, con ausencia o presencia de *goccia* entre el tubo bucal y el tubo faríngeo, respectivamente).

- Los tres árboles NJ (Figuras 5.4.72, 5.4.73 y 5.4.74) coinciden en ubicar en una posición basal al género *Dactylobiotus* (definido por el tipo de uñas *dactylobiotus*; Figura 4.6.7 G) dentro de la familia Macrobiotidae, y al género *Minibiotus* (caracterizado por las convergencias: presencia de *papulae* y tres macroplacoides con forma de gránulo en el bulbo faríngeo) como grupo hermano del género *Macrobiotus*, con el género *Richtersius* basal a ellos. Además, en el árbol con el Fósil *Milnesium*, aparece el género *Murrayon* como clado basal de todo el resto de especies de la familia Macrobiotidae (Figura 5.4.72). Dentro del género *Macrobiotus* se distinguen tres grupos: (1) uno con las especies del grupo *hufelandi*, con poros en la cutícula, (2) otro con las especies del grupo *richtersi* con la cutícula lisa y (3) otro con las especies del grupo *tenuis* con la cutícula lisa.

Hay tres puntos en que los tres árboles (Figuras 5.4.72, 5.4.73 y 5.4.74) no coinciden. El primero concerniente a la ubicación del género *Eremobiotus*; en los árboles con OUT 0 y *Thermozodium* como grupos externos (Figuras 5.4.73 y 5.4.74) aparece en la base del grupo de las especies de los géneros *Isohypsibius* + *Pseudobiotus* + *Doryphoribius*, mientras que en el árbol con el Fósil *Milnesium* está incluido en este grupo (Figura 5.4.72). El segundo punto incumbe a las relaciones de la familia Calohypsibiidae; en el árbol con el Fósil *Milnesium* aparece junto a la familia Macrobiotidae (Figuras 5.4.72), mientras que en los otros dos árboles está junto a Hypsibiidae (Figuras 5.4.73 y 5.4.74). El tercer punto se refiere a la situación del género *Murrayon*. En el árbol con el Fósil *Milnesium* aparece basal al grupo formado por las especies de la familia Macrobiotidae, junto a *Dactylobiotus*, cuyo grupo queda definido por la presencia de *pillars* en la cutícula (subfamilia Murrayoninae) (Figura 5.4.72). Sin embargo, en los otros dos árboles (Figuras 5.4.73 y 5.4.74) está en la base de las especies del género *Macrobiotus* y se define por tener diplouñas tipo *pullari* (Figura 4.6.7 C).

Los análisis *bootstrap* de cada una de las matrices, con el Fósil *Milnesium*, con OUT 0 y con *Thermozodium* (Figuras 5.4.72, 5.4.73 y 5.4.74, respectivamente) corroboran y soportan las siguientes categorías taxonómicas: los órdenes Apochela y Parachela, la de todas las familias ibéricas de la clase Eutardigrada (aunque el soporte de Hypsibiidae es muy débil), la del grupo *Itaquascon-Astatumen*, la del grupo *Macrobiotus hystricogenistus-Macrobiotus* n. sp. y la de los géneros *Ramazzottius*, *Murrayon*, *Minibiotus* y *Dactylobiotus*.

El análisis UPGMA con el índice de las diferencias medias (ejecutado con el programa PAUP; que se denominará UPGMA-PAUP) ha resultado en tres fenogramas, uno con cada grupo externo empleado (el Fósil *Milnesium*, OUT 0 y *Thermozodium*), que se muestran en las Figuras 5.4.75, 5.4.76 y 5.4.77. La topología de los tres fenogramas es prácticamente igual. En todos ellos se separan dos grandes grupos, uno formado por la familia Macrobiotidae (con diplouñas simétricas) y otro formado por las familias Milnesiidae, Hypsibiidae y Calohypsibiidae (con diplouñas asimétricas) (Figuras 5.4.75, 5.4.76 y 5.4.77).

- En la familia Macrobiotidae se separan los siguientes géneros: *Dactylobiotus* (con uñas tipo *dactylobiotus*; Figura 4.6.7 G), *Richtersius* (con furca tipo *adotybiotus*; Figura 4.6.3), *Minibiotus* (con *papulae* alrededor de la boca; Figura 4.6.1), *Murrayon* y un grupo que incluye a las especies de *Macrobiotus*. Éstas se agrupan en: (1) *Macrobiotus* grupo *tenuis* (diplouñas tipo *macrobiotus* con un ángulo recto entre las ramas) con la cutícula lisa, formado por *Macrobiotus hystricogenitus* y *Macrobiotus* n. sp., (2) *Macrobiotus* grupo *hufelandi* (agrupado en este fenograma por la cutícula con poros, aunque en teoría se define también por presentar dos macroplocoides con forma de bastoncillos largos y microplocoides en el bulbo faríngeo, una armadura bucal con el sistema de crestas transversales, una banda de varias filas de dientes posterior, una banda de dientes anterior, que puede faltar, y estructuras salientes de los huevos con forma de cáliz invertido), compuesto por las especies *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus terminalis*, *Macrobiotus sandrae*, etc., y (3) *Macrobiotus* grupo *richtersi* (agrupado en este fenograma por la cutícula lisa, aunque en teoría se define también por presentar tres macroplocoides con forma de gránulos en el bulbo faríngeo, una armadura bucal con el sistema de crestas transversales + una banda de una sola fila de dientes posterior, una banda de dientes ante-

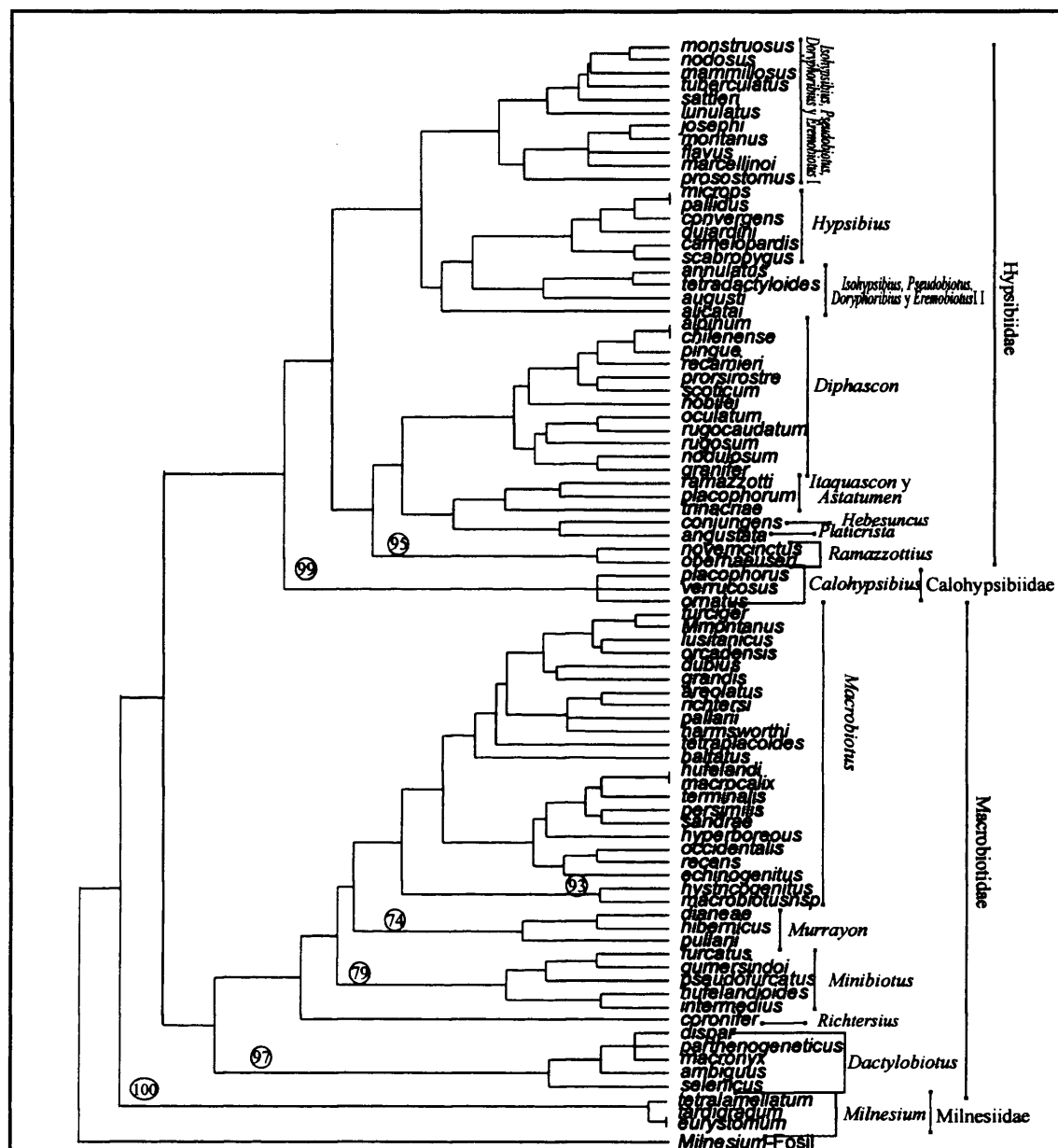


Figura 5.4.75: Árbol obtenido del análisis UPGMA, con el Fósil *Milnesium*, de las especies ibéricas de Eutardigrada. Los números dentro de círculos indican el apoyo del análisis *bootstrap*.

rior y estructuras salientes de los huevos con forma cónica). Hay especies que no están en el grupo asignado en la clasificación taxonómica actual como, por ejemplo, la especie *Macrobiotus grandis* (con cutícula lisa) que se ubica entre las especies de *Macrobiotus* grupo *richtersi* aunque pertenece a *Macrobiotus* grupo *hufelandi* (Figuras 5.4.75, 5.4.76 y 5.4.77).

- La familia Milnesiidae se reconoce como un grupo independiente y en los tres fenogramas, junto al grupo externo (Figuras 5.4.75, 5.4.76 y 5.4.77).

- La familia Calohypsibiidae (diploúñas sin tramo común y con conexión rígida entre las ramas) también se separa como conjunto independiente.
- La familia Hypsibiidae (diploúñas con conexión flexible entre sus ramas) contiene dos conjuntos de especies diferenciados por la presencia de lóbulos alrededor de la boca o la presencia de una cutícula arrugada alrededor de la boca u órganos sensoriales elípticos, pero en ningún caso lóbulos. Al primer grupo pertenecen los géneros *Isohypsibius* (cuyas especies no se forman un único grupo), *Hypsibius*, *Pseudobiotus* y *Eremobiotus*, que se dife-

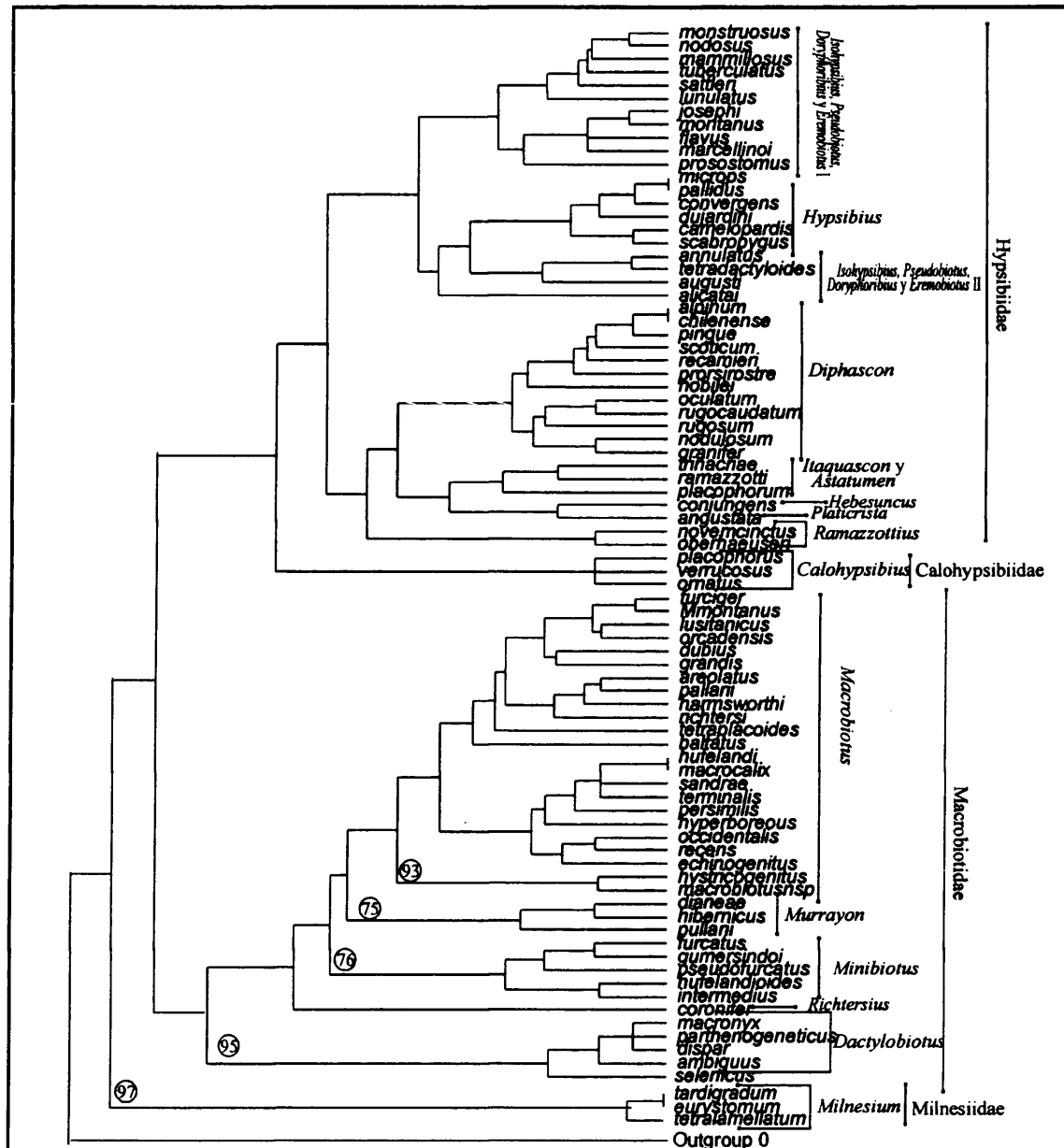


Figura 5.4.76: Árbol obtenido del análisis UPGMA, con OUT 0, de las especies ibéricas de Eutardigrada. Los números dentro de círculos indican el apoyo del análisis *bootstrap*.

rencian por características de la base de las diplouñas (lisa, con espinas o con lúnulas). El segundo grupo incluye los géneros *Diphascon*, *Itaquascon*, *Astatumen*, *Hebesuncus*, *Platicrista* (estos cuatro últimos géneros se incluyen en un mismo grupo) y *Ramazzottius*.

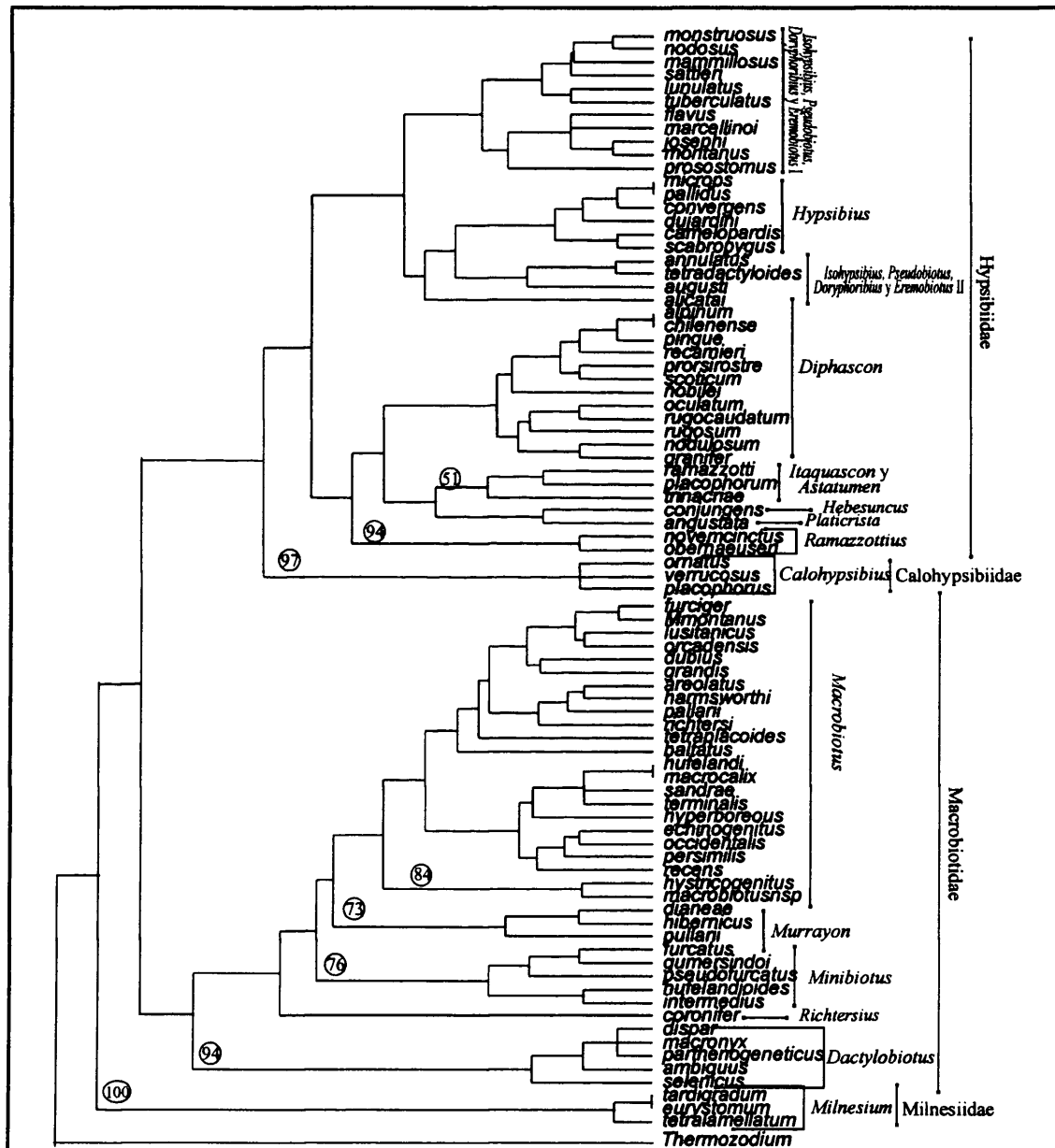


Figura 5.4.77: Árbol obtenido del análisis UPGMA, con *Thermoiodium*, de las especies ibéricas de Eutardigrada. Los números dentro de círculos indican el apoyo del análisis bootstrap.

Los tres fenogramas del análisis UPGMA-PAUP (Figuras 5.4.75, 5.4.76 y 5.4.77) difieren en la ubicación de algunas especies, pero siempre dentro de los grupos descritos en el párrafo anterior. Por un lado están *Diphascon prorsirostre*, *Diphascon scoticum*

y *Diphascon recamieri*, por otro lado las especies *Macrobiotus richtersi*, *Macrobiotus pallarii* y *Macrobiotus harmsworthi*, y finalmente, la ubicación relativa de *Macrobiotus terminalis*, *Macrobiotus persimilis*, *Macrobiotus sandrae*, *Macrobiotus hyperboreus*, *Macrobiotus occidentalis*, *Macrobiotus recens* y *Macrobiotus echinogenitus*. Los análisis *bootstrap* realizados sobre estos fenogramas tienen resultados similares en los tres casos (Figuras 5.4.75, 5.4.76 y 5.4.77) y apoyan los siguientes grupos y categorías taxonómicas: las familias Milnesiidae y Calohypsibiidae, el grupo formado por *Macrobiotus hystricogenitus* y *Macrobiotus* n. sp., y los géneros *Dactylobiotus*, *Minibiotus*, *Murrayon*, *Milnesium*, *Calohypsibius* y *Ramazzottius*.

El análisis UPGMA, construido con el índice de similitud de Gower (UPGMA-NTSYS), presenta un fenograma (Figura 5.4.78) con un ajuste muy bueno, $R = 0,91$ (Tabla 5.4.5). Las agrupaciones que se pueden identificar son prácticamente las mismas que en el análisis UPGMA-PAUP (Figuras 5.4.75, 5.4.76 y 5.4.77). En el análisis UPGMA-NTSYS tampoco se forman los grupos correspondientes a los órdenes de la

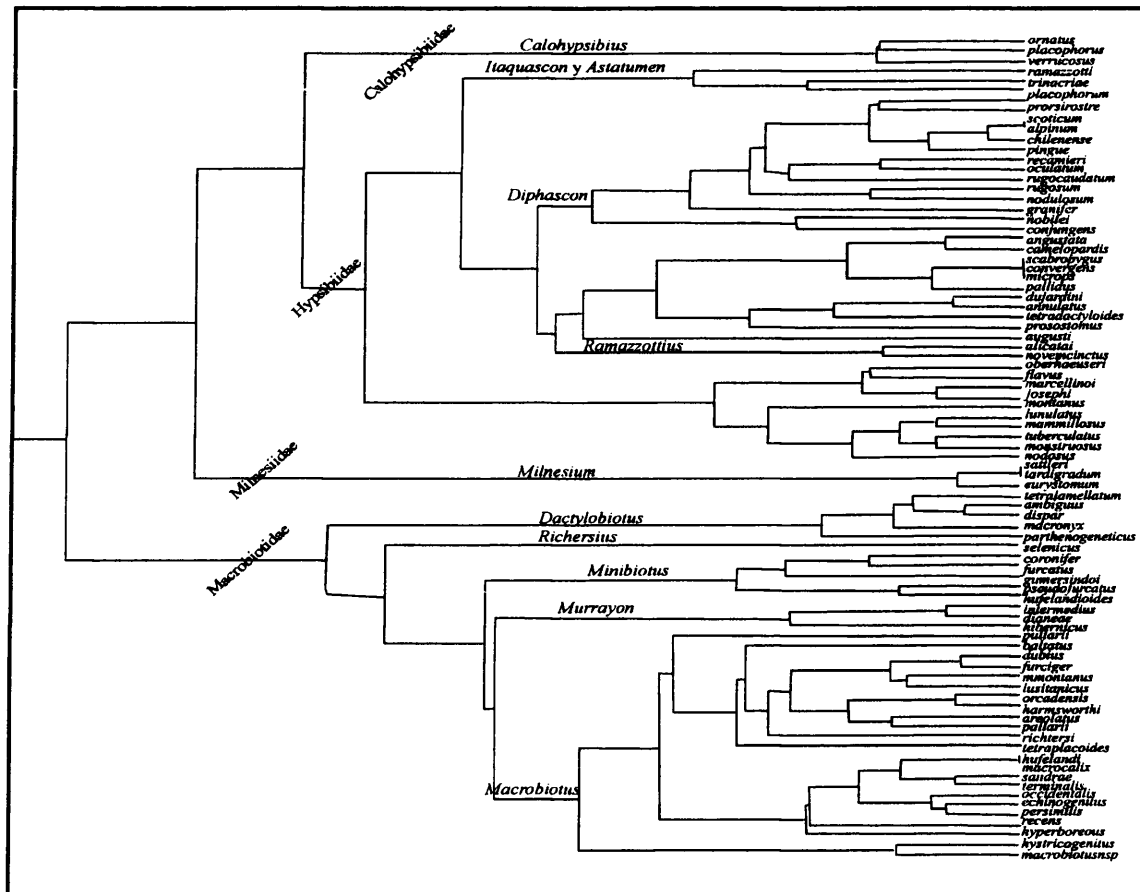


Figura 5.4.78: Árbol obtenido del análisis UPGMA, con el índice de Gower, de las especies ibéricas de Eutardigrada.

clase Eutardigrada. La familia Milnesiidae (único representante del orden Apochela) aparece en un mismo grupo junto a Hypsibiidae y Calohypsibiidae (que a su vez forman otro grupo), con respecto a la familia Macrobiotidae (Figura 5.4.78). Los géneros y subgrupos que se forman dentro de la familia Macrobiotidae son los mismos que en el análisis UPGMA-PAUP, al igual que la disposición relativa de Milnesiidae y Calohypsibiidae, que sigue el mismo patrón que el análisis anterior (Figuras 5.4.75, 5.4.76, 5.4.77 y 5.4.78). Aparecen algunas diferencias dentro de la familia Hypsibiidae, donde se crea un conjunto de especies con la cutícula lisa y/o las bases de las diplouñas lisas y otro conjunto de especies que presentan la cutícula con algún diseño y/o las bases de las diplouñas con espinas o lúnulas (Figura 5.4.78). El primer grupo, a su vez, presenta distintas divisiones en base a características del aparato bucofaríngeo; primero, por la presencia de *listerelle* o placoides dentro del bulbo faríngeo (formado por los géneros *Itaquascon* y *Astatumen*) y luego, por presentar un aparato bucofaríngeo tipo *diphascon* o rígido (compuesto por los otros géneros de la familia Hypsibiidae, como por ejemplo, *Diphascon*, *Hypsibius* o *Ramazzottius*) (Figura 5.4.78).

Por último, los resultados obtenidos con el análisis MDS muestran en la gráfica *Scree test* (Figura 5.4.79) que una representación de los taxones en tres dimensiones explica el 90% y la de dos dimensiones el 87%. Se van a presentar los resultados con dos y tres dimensiones (Figuras 5.4.80 y 5.4.81) por la claridad de las figuras. La configuración espacial en dos dimensiones (Figura 5.4.80) nos muestra la separación de las especies ibéricas de la clase Eutardigrada en los dos órdenes de la clase: Apochela (1) y Parachela (2). Dentro del orden Parachela se distinguen dos conjuntos de especies:

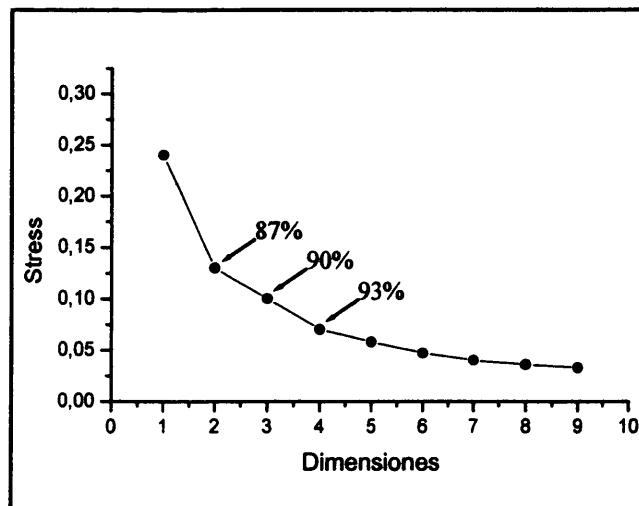


Figura 5.4.79: Gráfica de *Scree Test* resultado del análisis MDS con las especies ibéricas de Eutardigrada.

uno (Figura 5.4.80, (2.1)) con las especies de la familia Hypsibiidae (2.1.1) y las especies de Calohypsibiidae (2.1.2), y otro, (2.2), con las especies de *Dactylobiotus* (2.2.1) por un lado, y las de *Macrobiotus*, *Murrayon*, *Minibiotus* y *Richtersius* (2.2.2)

que componen la familia Macrobiotidae, por otro. La configuración espacial en tres dimensiones presenta un aspecto parecido al de dos dimensiones (Figura 5.4.81). Sin embargo, en este caso parece apreciarse la formación de cuatro grupos, cuyos límites no son muy definidos: (1) el primer grupo está constituido por las especies de la familia Macrobiotidae, que se separa en dos subgrupos, uno con las especies del género *Dactylobiotus* (1.2) y otro con las especies de los géneros *Macrobiotus*, *Murrayon*, *Minibiotus* y *Richtersius* (1.1); (2) el segundo grupo lo componen los géneros y las especies de la familia Hypsibiidae; (3) el tercer grupo está integrado por el género (*Calohypsibius*) y las especies de la familia Calohypsibiidae; y (4) el cuarto grupo está constituido por el género (*Milnesium*) y las especies de la familia Milnesiidae (Figura 5.4.81).

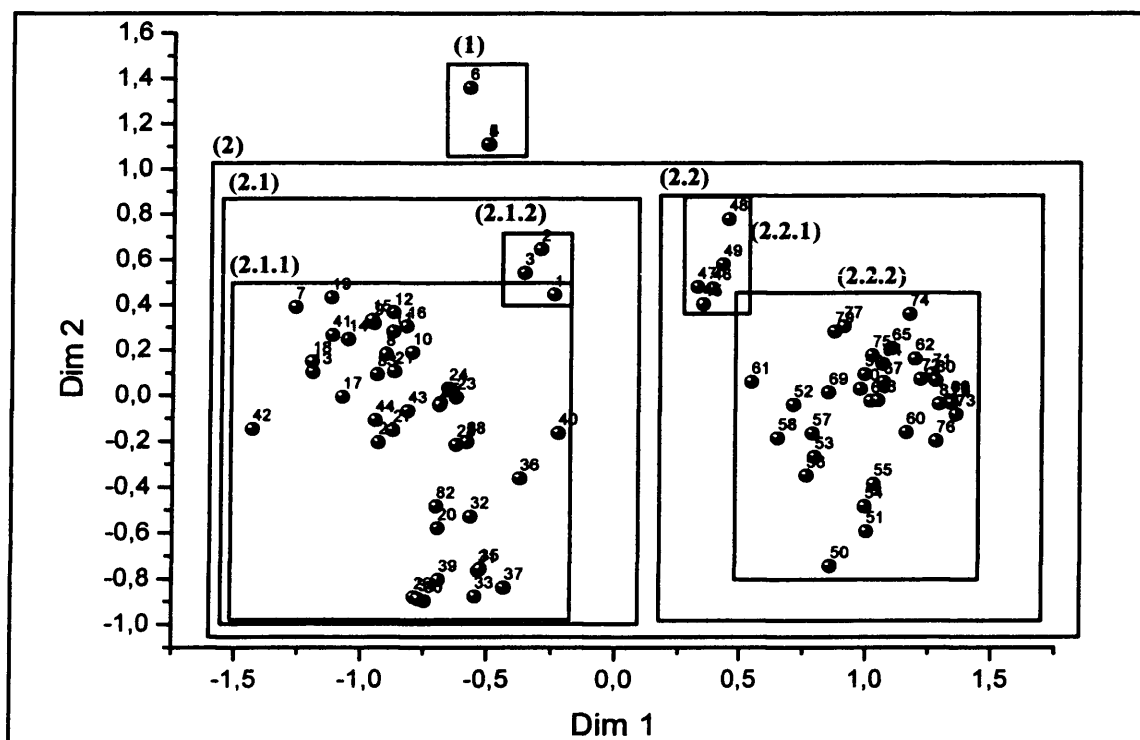


Figura 5.4.80: Representación de los resultados del análisis MDS con las especies ibéricas de Eutardigrada en dos dimensiones. 1 = *ornatus*; 2 = *placophorus*; 3 = *verrucosus*; 4 = *tardigradum*; 5 = *eurystomum*; 6 = *tetralamellatum*; 7 = *trinacriae*; 8 = *prorsirostre*; 9 = *scoticum*; 10 = *alpinum*; 11 = *chilenense*; 12 = *nobilei*; 13 = *nodulosum*; 14 = *oculatum*; 15 = *pingue*; 16 = *recamieri*; 17 = *rugocaudatum*; 18 = *rugosum*; 19 = *granifer*; 20 = *flavus*; 21 = *conjungens*; 22 = *camelopardis*; 23 = *convergens*; 24 = *dujardini*; 25 = *microps*; 26 = *pallidus*; 27 = *scabropygus*; 28 = *annulatus*; 29 = *josephi*; 30 = *lunulatus*; 31 = *mammillosus*; 32 = *marcellinoi*; 33 = *monstruosus*; 34 = *montanus*; 35 = *nodosus*; 36 = *prosostomus*; 37 = *sattleri*; 38 = *tetradactyloides*; 39 = *tuberculatus*; 40 = *augusti*; 41 = *ramazzottii*; 42 = *placophorum*; 43 = *novemcinctus*; 44 = *oberhaeuseri*; 45 = *ambiguus*; 46 = *dispar*; 47 = *macronyx*; 48 = *parthenogeneticus*; 49 = *selenicus*; 50 = *coronifer*; 51 = *furcatus*; 52 = *hufelandioides*; 53 = *intermedius*; 54 = *gumersindoi*; 55 = *dianeae*; 56 = *hibernicus*; 57 = *pullarii*; 58 = *areolatus*; 59 = *baltatus*; 60 = *dubius*; 61 = *echinogenitus*; 62 = *furciger*; 63 = *grandis*; 64 = *harmsworthi*; 65 = *hufelandi*; 66 = *lusitanicus*; 67 = *M. montanus*; 68 = *occidentalis*; 69 = *orcadensis*; 70 = *pallarii*; 71 = *persimilis*; 72 = *pseudofurcatus*; 73 = *recens*; 74 = *richtersi*; 75 = *tetraplacoides*; 76 = *hyperboreus*; 77 = *hystrocogenitus*; 78 = *macrocalix*; 79 = *macrobiotus n. sp.*; 80 = *sandrae*; 81 = *terminalis*; 82 = *alicatai*; 83 = *angustata*.

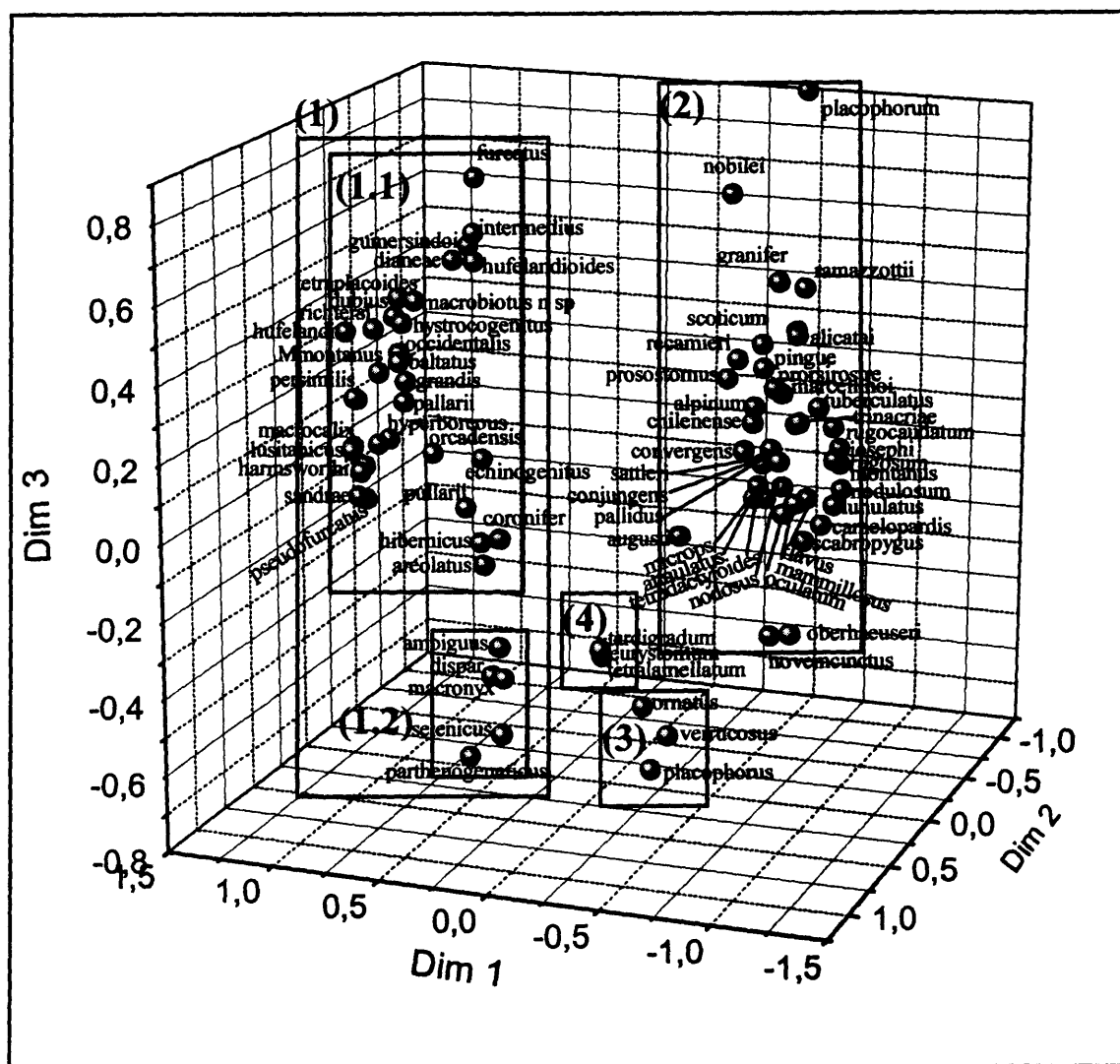


Figura 5.4.81: Representación de los resultados del análisis MDS con las especies ibéricas de Eutardigrada en tres dimensiones.

5.5.- ANÁLISIS PRELIMINAR DE LA DISTRIBUCIÓN DE LA BIODIVERSIDAD EN LA SIERRA DE GUADARRAMA

Esta sección se va a dividir en dos: en primer lugar, se va a tratar de ofrecer una visión general de los datos obtenidos en el estudio y, en segundo lugar, se va a realizar una aproximación preliminar a la distribución de la biodiversidad en la Sierra de Guadarrama, estudiando algunos índices.

5.5.1.- Balance general de los resultados

5.5.1.1.- Variables ambientales en el estudio

A partir de los muestreos realizados en la Sierra de Guadarrama se ha obtenido una serie de valores para las variables ambientales. Por un lado, las variables estudiadas en los puntos de muestreo, la altitud y el tipo de vegetación, cuyos valores por punto de muestreo se presentan en la Tabla 4.1.2. Respecto a la selección del tipo de vegetación, se ha diversificado tanto como ha permitido, por un lado, el sistema de muestreo diseñado y, por otro, las vicisitudes que se encuentran en el campo (accesibilidad a los puntos seleccionados, precisión del mapa, etc.), aunque hay algunos tipos, como por ejemplo los afloramientos rocosos, que son escasos por la geografía de la zona de estudio. En la Tabla 5.5.1 se presenta una categorización, en trece clases, de los tipos de vegetación que se ha utilizado en los análisis efectuados y en la Figura 5.5.1 se presentan las fotografías que representan algunos de estos tipos de vegetación. Por otro lado, la altitud por punto de muestreo (Tabla 4.1.2) presenta una amplitud de intervalo bastante amplio (Tabla 5.5.2) que va desde 680 m hasta 2240 m. En la Figura 5.5.2 se puede apreciar que los puntos de menor altitud se corresponden con El Espartal (punto de muestreo 25.3), la zona alrededor de la atalaya de El Molar (15.1, 15.2 y 15.3) y cerca del puente medieval sobre el río Manzanares (10.2), y los puntos más altos son los que están incluidos dentro del Parque Regional de Peñalara (5.1, 5.2 y 5.3), y los situados en los puertos de Cotos (4.1), la Morcuera (7.2), Canencia (12.2) y Somosierra (21.1).

Por otro lado, se encuentran las variables ambientales estudiadas en cada una de las muestras, a saber, la velocidad del viento, la temperatura, la luminosidad, el peso seco y la distancia desde el suelo hasta la muestra, cuyos valores se presentan en la Tabla 5.5.3. Dichos valores se han representado por época del año (Primavera y Otoño) y hábitat y sustrato (hojarasca, musgo de roca, musgo de tronco, líquen de roca y líquen de tronco) en la Figura 5.5.3. Cabe destacar el poco viento sobre las muestras de musgo de

Tabla 5.5.1: Valores que toman las variables discretas seleccionadas y los códigos alfanuméricos utilizados en los análisis. * Especies de los árboles y matorrales de los que se ha obtenido la hojarasca estudiada. **Se ha denominado "césped", en las especies de árboles y arbustos de donde se ha recogido la hojarasca, a las muestras de hojarasca de lugares donde solo había herbáceas.

VARIABLES	VALORES
Tipo de vegetación	1.- Pinar de <i>Pinus pinea</i> acompañado o no de jara, tomillo o <i>Juniperus communis</i> . 2.- Pinar de <i>Pinus sylvestris</i> acompañado o no de zarzas, robles jóvenes, jaras, retamas, piornos, helechos o/y <i>Juniperus</i> sp. 4.- Robledal pudiendo aparecer con helechos, lavándula, alguna encina, zarzas, piornos y/o retamas. 5.- Bosque con robles y acebos. 7.- Dehesas, con más o menos encinas, acompañadas o no de lavándulas, algún roble, retamas, jaras y/o zarzas. 9.- Jaral. 10.- Matorral xerófilo, tomillo, retama, zarzas, romero, piornos, etc. 11.- Vegetación de ribera. 12.- Bosque de <i>Pinus nigra</i> . 13.- Encinas y robles acompañados o no de lavándula, zarzas, etc. 14.- Pradera con alguna retama y piorno. 15.- <i>Juniperus communis</i> . 17.- Afloramiento rocoso con alguna jara, lavándula y/o helechos.
Especies de musgo	1.- <i>Antitrichia californica</i> Sull. 2.- <i>Rosulabryum capillare</i> (Hedwig) J. R. Spence, 3.- <i>Bryum pseudotrichetrum</i> (Hedwig) P. Gaerh, B. Mey y Schreb 4.- <i>Ceratodon purpureus</i> (Hedwig) Bridel 5.- <i>Isothecium myosuroides</i> Bridel 6.- <i>Grimmia laevigata</i> Bridel 7.- <i>Grimmia pulvinata</i> (Hedwig) Smith 8.- <i>Grimmia trichophylla</i> Greville 9.- <i>Hedwigia ciliata</i> (Hedwig) Palisot de Beavrois 10.- <i>Hedwigia stellata</i> Hedenas 11.- <i>Homalothecium sericeum</i> (Hedwig) B. S. G. 12.- <i>Hypnum cupressiforme</i> Hedwig 14.- <i>Leucodon sciuroides</i> (Hedwig) Schwagrighen 15.- <i>Orthotrichum lyelli</i> W. J. Hooker y Taylor 16.- <i>Orthotrichum rupestre</i> Schleicher ex Schwagrighen 17.- <i>Polytrichum piliferum</i> Hedwig 18.- <i>Polytrichum juniperinum</i> Hedwig 19.- <i>Racomitrium affine</i> (Schleicher ex Weber y D. Mohr) Lindberg 20.- <i>Racomitrium heterostichum</i> (Hedwig) Bridel 21.- <i>Tortella tortuosa</i> (Hedwig) Limpricht 22.- <i>Tortula ruralis</i> P. G. Gartnes, B. Meyer y Scherbuis 78.- <i>Hypnum cupressiforme</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i> 79.- <i>Grimmia laevigata</i> + <i>Racomitrium affine</i> 80.- <i>Grimmia laevigata</i> + <i>Ceratodon purpureus</i> 81.- <i>Grimmia pulvinata</i> + <i>Homalothecium sericeum</i> + <i>Orthotrichum rupestre</i> 82.- <i>Isothecium myosuroides</i> + <i>Hypnum cupressiforme</i> 83.- <i>Hedwigia stellata</i> + <i>Orthotrichum lyelli</i>

Tabla 5.5.1 (Continuación)

VARIABLES	VALORES
Especies de liquen	<p>23.- <i>Anaptychia ciliaris</i> (L.) Körber ex A. Massal 24.- <i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach. 25.- <i>Lasallia hispanica</i> (Frey) Sancho y Crespo 26.- <i>Lasallia pustulata</i> (L.) Mérat 27.- <i>Lecanora</i> sp. 28.- <i>Melanelia exasperata</i> (De Not.) Essl. 29.- <i>Parmelia saxatilis</i> (L.) Ach. 30.- <i>Parmelia sulcata</i> Taylor 31.- <i>Parmelina tiliacea</i> (Hoffm.) Hale 32.- <i>Physcia adscendens</i> (Fr.) H. Olivier 33.- <i>Physcia aipoli</i> (Humb.) Hampe 34.- <i>Physcia tenella</i> (Scop.) DC. in Lam. y DC. 35.- <i>Physconia enteroxantha</i> (Nyl.) Poelt 36.- <i>Pseudevernia furfuracea</i> (L.) Zopf. 37.- <i>Xanthoparmelia conspersa</i> (Ehrh. ex Ach.) Hale 38.- <i>Xanthoparmelia tinctoria</i> (Maheu y Gillet) Hale 39.- <i>Xanthoparmelia protomatrae</i> (Gyelnik) Hale 40.- <i>Xantoria paretina</i> (L.) Th. Fr. 41.- <i>Ramalina forinacea</i> (L.) Ach. 42.- <i>Umbilicaria cinerascens</i> Arnold 43.- Liqueen incrustante 44.- <i>Melanelia elegantula</i> (Zahlbr.) Essl. 45.- <i>Squamaria</i> sp. 46.- <i>Peltigera canina</i> (L.) Willd. 47.- <i>Lepraria</i> sp. Ach. 48.- <i>Prastimatia louca</i> 49.- <i>Cladonia chlorophaea</i> (Sommerf.) Sprengel 50.- <i>Cladonia cyathomorpha</i> Stirt. ex Walt. Watson 51.- <i>Cladonia foliacea</i> (Huds.) Willd. 52.- <i>Cladonia humilis</i> (With.) J. R. Laundon 84.- <i>Evernia prunastri</i>+ <i>Parmelia sulcata</i> 85.- <i>Parmelia sulcata</i> + <i>Pseudevernia furfuracea</i></p>
Especies de hojarasca*	<p>53.- <i>Quercus pyrenaica</i> Willd. + <i>Ilex aquifolium</i> L. 54.- <i>Alnus glutinosa</i> L. 55.- Césped ** 61.- <i>Cupressus</i> sp. 62.- <i>Quercus rotundifolia</i> Lam. 63.- <i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl. 64.- <i>Cistus ladanifer</i> L. 65.- <i>Cistus laurifolius</i> L. 66.- <i>Juniperus communis</i> L. 68.- <i>Pinus nigra</i> Arnold 69.- <i>Pinus pinea</i> L. 70.- <i>Pinus sylvestris</i> L. 73.- <i>Retama sphaerocarpa</i> (L.) Boiss. 74.- <i>Quercus pyrenaica</i> Willd. 75.- <i>Pinus sylvestris</i> L. + <i>Quercus pyrenaica</i> Willd.</p>
Orientación	<p>N = Norte S = Sur E = Este O = Oeste NE = Noreste NO = Noroeste SE = Sudeste SO = Sudoeste P = Paralelo al suelo</p>
Hábitat - sustrato	<p>MR = musgo de roca LR = liquen de roca MT = musgo de tronco LT = liquen de tronco H = hojarasca</p>

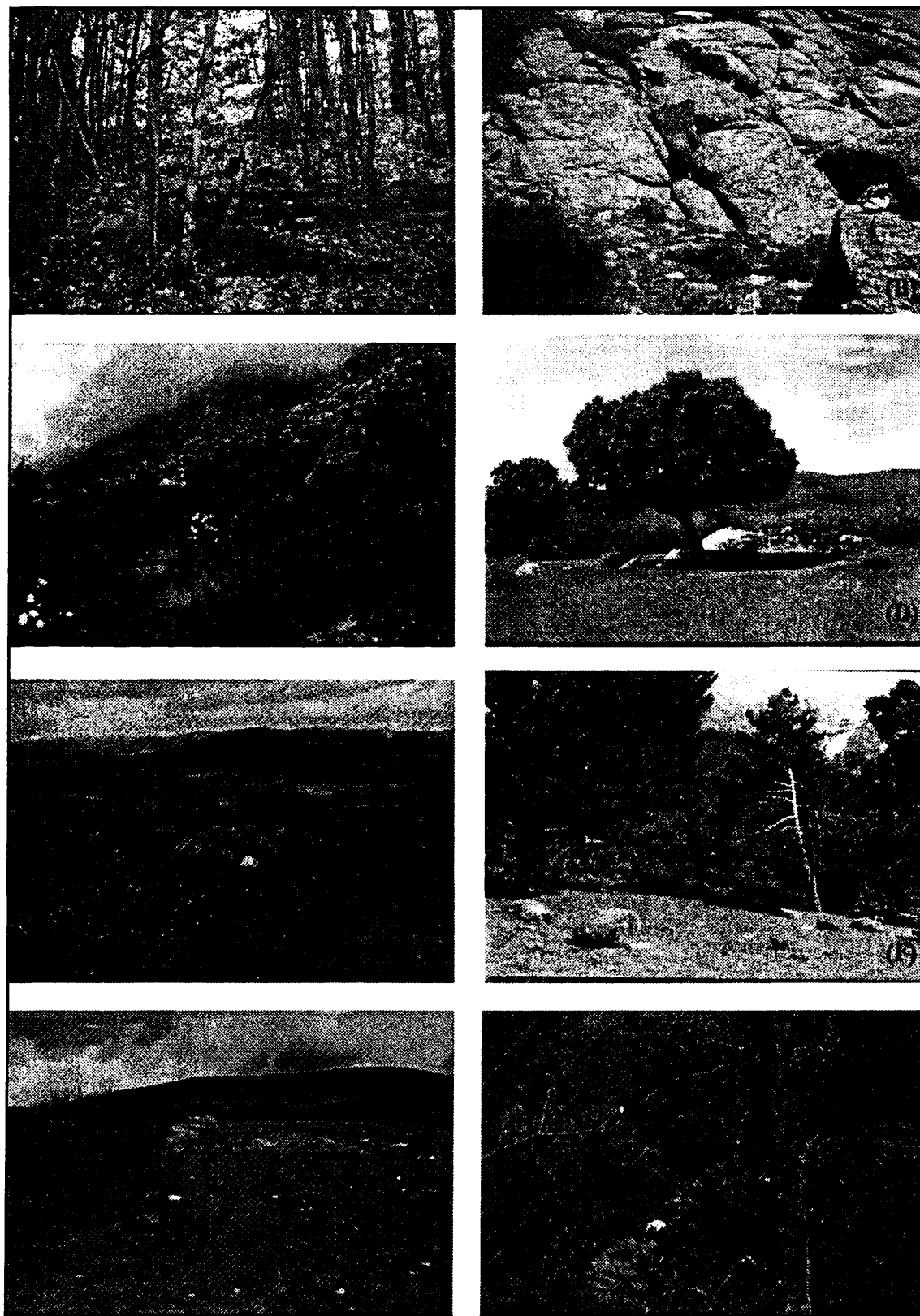


Figura 5.5.1: Fotografías de algunos de los puntos de muestreo estudiados que se corresponden con algunas de los denominados tipos de vegetación. (A) Bosque de acebos y robles; (B) afloramiento rocoso; (C) jaral; (D) dehesa; (E) área de matorral xerófilo; (F) pinar; (G) pradera; y (H) robledal.

roca y hojarasca (Figura 5.5.3), así como la presencia de menos viento en las muestras de otoño respecto a las de primavera para musgo de tronco, líquen de roca y

líquen de tronco (Figuras 5.5.3); también apuntar que la hojarasca presenta un mayor intervalo de peso seco en sus muestras que el resto de los hábitats. En la Tabla 5.5.2 se pueden observar los intervalos de estas variables ambientales en los muestreos realizados en la Sierra de Guadarrama.

Tabla 5.5.2: Intervalo de valores que toman las variables continuas estudiadas. * Valor de la variable puntual en la muestra. ** Valor de la variable en el punto de muestreo.

VARIABLES	INTERVALO	UNIDADES
Altitud**	680 – 2240	m
Temperatura*	12 – 30	°C
Velocidad media del viento*	0 – 5,9	m/s
Luminosidad*	0,08 – 1050	x100 luxes
Peso seco de la muestra*	0,035 – 4,761	g
Distancia del suelo a la muestra*	0 – 170	cm

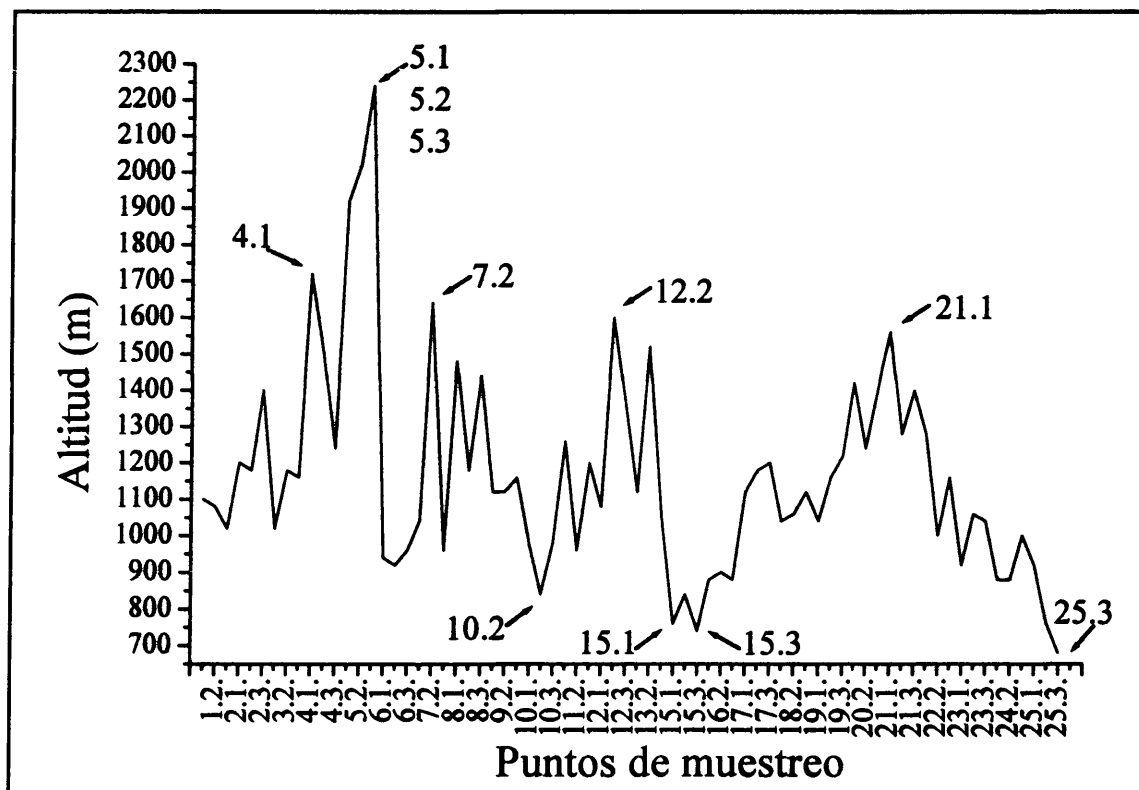


Figura 5.5.2: Representación de la altitud por punto de muestreo, según las abreviaturas y códigos de la Tabla 4.1.2.

Tabla 5.5.3: Valores de las variables ambientales estudiadas por hábitat y sustrato en cada muestra.
Pto = punto de muestreo (ver códigos en Tabla 4.1.2), H-S = hábitat-sustrato (Tabla 5.5.1 para ver códigos), T = temperatura (°C), Vv = velocidad del viento (m/s), Ps = peso seco (g), L = luminosidad (x100luxes), Veg = tipos de vegetación y especies de musgo, líquen y hojarasca (Tabla 5.5.1 para ver códigos), Or = orientación (Tabla 5.5.1 para ver códigos), Dist = distancia del suelo hasta la muestra (cm).

PRIMAVERA									OTOÑO								
Pto	H-S	T	Vv	Ps	L	Veg	Or	Dist	Pto	H-S	T	Vv	Ps	L	Veg	Or	Dist
1.1	H	20	3,3	3,50	126	68	P	0	1.1	H	20	0	2,31	33	68	P	0
1.2	H	21	0	0,35	378	74	P	0	1.2	H	22	0	0,44	38	74	P	0
1.3	H	21	3,0	0,69	65	62	P	0	1.3	H	22	0	1,48	286	62	P	0
2.1	H	18	2,1	0,26	100	70	P	0	2.1	H	22	0	2,11	18	70	P	0
2.2	H	22	0	0,53	64	74	P	0	2.2	H	19	0	0,80	17	74	P	0
2.3	H	18	0	0,52	120	70	P	0	2.3	H	21	0	1,00	55	70	P	0
3.1	H	20	0	0,33	19	56	P	0	3.1	H	20	0	0,26	52	56	P	0
3.2	H	27	2,8	2,55	960	68	P	0	3.2	H	19	0	3,26	17	68	P	0
3.3	H	16	3,1	0,81	494	62	P	0	3.3	H	21	0,2	1,48	207	62	P	0
4.1	H	20	0	0,68	31	68	P	0	4.1	H	14	0,6	1,44	22	68	P	0
4.2	H	20	2,1	0,44	90	70	P	0	4.2	H	16	0	1,60	24	70	P	0
4.3	H	25	0	0,45	444	74	P	0	4.3	H	21	0	1,70	19	74	P	0
5.1	H	23	2,0	0,74	30	70	P	0	5.1	H	19	1	0,82	17	70	P	0
5.2	H	26	0	0,92	882	55	P	0	5.2	H	25	0	0,32	763	55	P	0
5.3	H	28	2,0	1,08	1031	55	P	0	5.3	H	29	0	0,34	909	55	P	0
6.1	H	21	0	0,88	50	62	P	0	6.1	H	23	0	1,52	76	62	P	0
6.2	H	26	0	0,99	234	62	P	0	6.2	H	20	0	0,98	9	62	P	0
6.3	H	22	1,9	0,60	500	76	P	0	6.3	H	25	0	0,59	46	76	P	0
7.1	H	23	0	0,45	58	57	P	0	7.1	H	27	0	1,10	74	57	P	0
7.2	H	27	2,8	1,63	690	58	P	0	7.2	H	28	0	0,15	770	58	P	0
7.3	H	25	0	1,38	15	69	P	0	7.3	H	26	0	1,57	390	69	P	0
8.1	H	25	1,1	1,66	830	74	P	0	8.1	H	13	0	0,53	5	74	P	0
8.2	H	22	1,8	0,88	87	74	P	0	8.2	H	13	0	1,53	9	74	P	0
8.3	H	21	1,5	1,04	114	77	P	0	8.3	H	13	0	0,74	12	77	P	0
9.1	H	26	0	1,01	830	60	P	0	9.1	H	25	0	1,01	172	60	P	0
9.2	H	18	0	0,95	21	63	P	0	9.2	H	28	0	1,02	173	63	P	0
9.3	H	24	0	0,32	532	74	P	0	9.3	H	25	0,3	0,39	80	74	P	0
10.1	H	19	1,9	0,63	47	69	P	0	10.1	H	17	0	0,76	26	69	P	0
10.2	H	22	1,8	0,68	49	62	P	0	10.2	H	20	0	1,07	21	62	P	0
10.3	H	21	0	0,84	69	55	P	0	10.3	H	17	0	0,18	91	55	P	0
11.1	H	15	1,5	2,75	95	70	P	0	11.1	H	16	0	2,03	16	70	P	0
11.2	H	25	1,6	1,21	625	66	P	0	11.2	H	20	0	0,62	90	66	P	0
11.3	H	22	1,8	0,53	630	74	P	0	11.3	H	18	0	0,94	200	74	P	0
12.1	H	20	0	2,31	14	74	P	0	12.1	H	22	0	0,70	8	74	P	0
12.2	H	13	0	1,51	30	70	P	0	12.2	H	20	0	0,33	4	70	P	0
12.3	H	12	1,6	0,94	79	74	P	0	12.3	H	19	0	0,85	7	74	P	0
13.1	H	22	1,8	1,29	280	74	P	0	13.1	H	21	0	0,72	103	74	P	0
13.2	H	15	0	1,74	31	70	P	0	13.2	H	21	0,7	1,34	20	70	P	0
13.3	H	20	1,2	3,82	297	61	P	0	13.3	H	26	0	2,08	453	61	P	0
15.1	H	24	0	1,18	70	66	P	0	15.1	H	27	0	1,95	110	66	P	0
15.2	H	18	1,9	1,02	131	73	P	0	15.2	H	29	0	0,81	470	73	P	0
15.3	H	22	0	1,39	44	62	P	0	15.3	H	27	0	1,35	25	62	P	0
16.1	H	18	0	1,16	190	82	P	0	16.1	H	23	0	0,30	600	82	P	0
16.2	H	25	0	2,45	62	73	P	0	16.2	H	18	0	0,57	40	73	P	0
16.3	H	24	0	1,77	300	62	P	0	16.3	H	18	0	1,49	260	62	P	0
17.1	H	20	0	1,84	138	64	P	0	17.1	H	21	0	1,37	100	64	P	0
17.2	H	20	5,7	0,66	619	55	P	0	17.2	H	21	0	0,28	430	55	P	0
17.3	H	22	0	0,83	575	74	P	0	17.3	H	18	0	1,67	19	74	P	0
18.1	H	19	2,2	1,46	54	62	P	0	18.1	H	18	1	0,46	32	62	P	0
18.2	H	20	0	0,71	488	62	P	0	18.2	H	15	0,9	0,97	50	62	P	0
18.3	H	20	0	0,56	88	74	P	0	18.3	H	21	0	1,04	33	74	P	0
19.1	H	26	0	1,86	112	67	P	0	19.1	H	24	0	1,06	362	67	P	0
19.2	H	24	0	1,32	18	69	P	0	19.2	H	19	0	0,99	19	69	P	0
19.3	H	22	0	1,53	35	74	P	0	19.3	H	18	0	0,91	6	74	P	0
20.1	H	17	0	0,75	182	53	P	0	20.1	H	15	0	1,27	0,3	53	P	0
20.2	H	17	0	1,05	34	73	P	0	20.2	H	15	0	0,37	13	73	P	0
20.3	H	20	0	0,78	49	74	P	0	20.3	H	14	0	0,47	12	74	P	0
21.1	H	16	0	2,03	5	70	P	0	21.1	H	12	1,5	1,51	2	70	P	0
21.2	H	18	0	0,88	103	82	P	0	21.2	H	16	0,1	1,06	425	82	P	0
21.3	H	15	0	0,60	7	59	P	0	21.3	H	12	0	1,53	0,29	59	P	0
22.1	H	23	1,1	1,64	163	60	P	0	22.1	H	20	1,2	0,95	360	60	P	0
22.2	H	25	1,1	1,86	80	62	P	0	22.2	H	21	0	0,89	47	62	P	0
22.3	H	25	4,0	0,46	1050	74	P	0	22.3	H	20	0,7	0,30	79	74	P	0
23.1	H	19	0	2,04	203	69	P	0	23.1	H	18	0,3	2,55	11	69	P	0
23.2	H	15	0	0,50	28	62	P	0	23.2	H	13	1	1,12	20	62	P	0
23.3	H	18	0	0,82	65	65	P	0	23.3	H	16	0,5	1,67	260	65	P	0
24.1	H	25	0	1,33	128	69	P	0	24.1	H	19	0	0,79	47	69	P	0
24.2	H	21	1,3	4,18	200	54	P	0	24.2	H	16	0,3	0,72	17	54	P	0
24.3	H	22	0	0,86	125	64	P	0	24.3	H	16	0	0,68	16	64	P	0
25.1	H	18	0	0,96	32	62	P	0	25.1	H	17	0,5	2,18	117	62	P	0
25.2	H	20	1,0	1,94	96	55	P	0	25.2	H	17	0	0,38	140	55	P	0
25.3	H	23	2,8	1,28	130	55	P	0	25.3	H	17	0	0,58	280	55	P	0

Tabla 5.5.3 (Continuación)

PRIMAVERA									OTOÑO								
Pto	H-S	T	Vv	Pa	L	Vez	Or	Dist	Pto	H-S	T	Vv	Pa	L	Vez	Or	Dist
1.1	MR	22	1,9	0,40	87	12	NE	73	1.1	MR	20	0	0,73	56	12	NE	73
1.2	MR	21	2,2	0,53	603	6	O	25	1.2	MR	23	0	0,45	156	6	O	25
1.3	MR	21	1,2	0,62	85	6	P	0	1.3	MR	21	0	0,73	136	6	P	0
2.1	MR	26	0	1,05	168	20	O	30	2.1	MR	23	0	1,04	175	20	O	30
2.2	MR	22	0	0,52	58	20	N	55	2.2	MR	19	0	0,55	35	20	N	55
2.3	MR	18	2,6	0,79	23	3	SO	50	2.3	MR	21	0	0,46	30	20	SO	50
3.1	MR	20	0	1,04	16	8	SO	30	3.1	MR	20	0	0,80	25	8	SO	30
3.2	MR	24	0	0,39	47	8	O	27	3.2	MR	19	0	0,68	60	8	O	27
3.3	MR	17	2,1	1,77	580	80	P	0	3.3	MR	21	0,8	0,88	292	6	P	0
4.1	MR	20	0	0,92	34	16	N	6	4.1	MR	17	1,5	2,46	121	4	N	13
4.2	MR	20	0	0,80	55	12	O	40	4.2	MR	16	0,1	0,50	29	12	O	40
4.3	MR	25	0	0,80	444	21	NO	25	4.3	MR	21	0	0,64	22	22	NO	25
5.1	MR	25	2,1	0,90	852	6	NO	66	5.1	MR	20	0	2,81	37	6	NO	75
5.2	MR	24	0	0,55	68	18	S	18	5.2	MR	25	3	0,46	68	18	S	18
5.3	MR	21	0	0,76	15	3	S	93	5.3	MR	25	1,5	0,76	12	4	S	93
6.1	MR	21	2,0	0,67	55	22	N	145	6.1	MR	21	0	0,59	32	22	N	145
6.2	MR	25	1,5	0,66	218	6	P	60	6.2	MR	20	0	0,58	107	6	P	60
6.3	MR	22	2,0	0,90	90	20	E	54	6.3	MR	25	0	0,64	57	20	E	54
7.1	MR	22	0	1,20	297	7	P	170	7.1	MR	27	0	1,61	51	7	P	170
7.2	MR	27	0	1,29	75	4	N	19	7.2	MR	25	0	0,71	292	15	N	19
7.3	MR	25	0	0,36	145	8	S	12	7.3	MR	26	0	0,28	28	8	S	12
8.1	MR	24	1,9	0,49	163	16	SO	20	8.1	MR	14	0	0,35	7	16	SO	20
8.2	MR	21	2,1	0,42	72	11	P	18	8.2	MR	13	0	0,99	12	11	P	18
8.3	MR	24	1,6	0,61	173	20	NE	24	8.3	MR	14	0	0,46	17	20	NE	24
9.1	MR	24	0	0,91	75	7	O	47	9.1	MR	25	0	0,94	296	7	O	37
9.2	MR	19	0	0,86	43	11	N	46	9.2	MR	26	0	0,60	83	11	N	46
9.3	MR	22	0	0,29	136	81	N	2	9.3	MR	26	1	0,43	28	81	N	2
10.1	MR	20	1,9	0,37	47	22	SO	55	10.1	MR	18	0	1,11	39	22	SO	55
10.2	MR	22	1,3	0,27	75	1	NO	93	10.2	MR	20	0	0,64	20	1	NO	93
10.3	MR	21	0	1,07	293	6	NO	35	10.3	MR	18	0	1,22	67	6	NO	35
11.1	MR	16	1,9	0,16	15	15	S	20	11.1	MR	17	0	0,32	8	15	S	20
11.2	MR	27	1,5	1,95	536	6	N	80	11.2	MR	20	0	1,05	141	6	N	80
11.3	MR	19	1,3	0,44	130	78	NO	22	11.3	MR	17	0	0,53	124	8	NO	22
12.1	MR	19	0	0,42	18	10	P	51	12.1	MR	24	1,3	0,93	18	10	P	51
12.2	MR	15	0,8	0,87	34	12	E	76	12.2	MR	22	0	0,82	7	12	E	76
12.3	MR	12	2,0	0,51	76	78	P	31	12.3	MR	20	0	0,80	9	78	P	31
13.1	MR	25	0,8	1,86	368	20	N	57	13.1	MR	22	0,1	3,44	113	20	N	57
13.2	MR	15	0	0,54	21	12	SO	16	13.2	MR	23	0,8	0,52	22	12	SO	16
13.3	MR	18	2,6	0,60	560	6	P	4	13.3	MR	25	1,1	0,29	560	6	P	4
15.1	MR	27	0	0,60	390	22	P	7	15.1	MR	30	0	0,60	560	22	P	7
15.2	MR	18	1,5	2,17	89	7	N	8	15.2	MR	24	2	2,82	162	7	N	8
15.3	MR	24	0	2,33	264	79	P	53	15.3	MR	28	0	1,27	315	6	P	53
16.1	MR	18	0	0,52	100	21	P	10	16.1	MR	23	0	0,64	500	21	P	10
16.2	MR	26	1,3	0,74	719	8	N	11	16.2	MR	18	0	0,83	11	8	N	11
16.3	MR	23	0	0,50	760	7	P	15	16.3	MR	18	0	0,49	600	7	P	15
17.1	MR	20	0	0,65	286	6	P	30	17.1	MR	20	0,1	0,22	464	6	P	30
17.2	MR	20	5,5	0,65	639	6	P	5	17.2	MR	21	0	0,33	260	6	P	5
17.3	MR	21	0	1,56	218	6	SE	77	17.3	MR	19	0	0,40	440	6	SE	77
18.1	MR	21	0	0,16	235	6	SE	4	18.1	MR	20	1,2	1,24	400	6	SE	4
18.2	MR	19	1,1	4,38	523	18	P	10	18.2	MR	17	1,3	4,76	395	17	P	10
18.3	MR	21	1,5	0,59	255	1	P	35	18.3	MR	22	0	0,94	64	1	P	35
19.1	MR	27	0	0,82	161	22	P	134	19.1	MR	23	0	0,68	450	7	P	134
19.2	MR	25	0	0,43	21	12	N	55	19.2	MR	21	0	0,53	14	12	N	55
19.3	MR	23	0	0,67	125	14	P	75	19.3	MR	17	0	0,49	38	14	P	75
20.1	MR	17	0	0,22	53	5	E	22	20.1	MR	17	0	0,34	0,27	5	E	22
20.2	MR	18	0	0,57	78	12	P	27	20.2	MR	16	0	0,40	39	12	P	27
20.3	MR	19	0	1,28	78	5	E	6	20.3	MR	14	0	0,48	20	15	E	6
21.1	MR	16	0	0,48	29	7	S	10	21.1	MR	14	0,7	0,32	2	7	NE	3
21.2	MR	15	0	2,21	179	17	P	3	21.2	MR	14	1,5	2,42	670	6	P	3
21.3	MR	15	0	0,71	12	2	N	50	21.3	MR	12	0	0,63	0,18	2	N	50
22.1	MR	22	1,8	3,07	120	17	NO	67	22.1	MR	18	0,5	3,38	84	17	NO	67
22.2	MR	26	1,6	1,08	130	12	O	30	22.2	MR	22	0	0,35	77	12	O	30
22.3	MR	25	4,0	0,81	630	11	P	10	22.3	MR	22	1,6	0,78	78	11	P	10
23.1	MR	17	0	0,51	73	9	P	2	23.1	MR	18	0,2	0,95	16	9	P	12
23.2	MR	16	0	0,50	888	6	E	37	23.2	MR	14	0,5	0,58	29	6	E	37
23.3	MR	17	0	0,96	128	4	O	6	23.3	MR	14	0,8	2,28	133	4	O	6
24.1	MR	24	1,1	1,41	130	21	P	28	24.1	MR	19	0	0,62	170	21	P	28
24.2	MR	23	2,3	1,00	232	19	N	4	24.2	MR	16	0	1,56	42	19	N	0,5
24.3	MR	22	1,3	0,79	166	20	NO	42	24.3	MR	16	0	0,78	37	20	NO	32
25.1	MR	18	2,5	0,66	6	9	O	9	25.1	MR	17	0	0,52	12	9	O	9
25.2	MR	20	1,5	0,43	83	20	O	16	25.2	MR	18	0	0,61	161	20	N	14
25.3	MR	24	1,2	1,32	351	6	P	12	25.3	MR	19	1	0,73	560	6	P	12

Tabla 5.5.3 (Continuación)

PRIMAVERA									OTOÑO								
Pto	H-S	T	Vv	Ps	L	Veg	Or	Dist	Pto	H-S	T	Vv	Ps	L	Veg	Or	Dist
1.2	LR	21	2,2	0,30	603	39	O	25	1.2	LR	23	0	0,33	156	38	O	25
2.1	LR	26	0	0,78	125	26	O	35	2.1	LR	23	0	0,37	188	26	O	35
3.1	LR	20	0	0,32	25	37	SO	25	3.1	LR	20	0	0,27	19	29	SO	39
4.2	LR	20	0	0,69	74	25	O	45	4.2	LR	16	0	0,26	32	26	O	45
5.1	LR	25	2,1	0,40	925	42	SE	78	5.1	LR	20	10	0,21	48	42	SE	65
6.3	LR	22	2,0	0,54	90	38	E	9	6.3	LR	25	0	0,46	53	38	E	9
7.3	LR	25	0	0,24	187	36	S	18	7.3	LR	26	0	0,16	25	36	P	20
8.2	LR	21	2,1	0,48	75	31	P	18	8.2	LR	13	0	0,70	86	31	P	18
9.2	LR	19	0	0,43	172	27	N	78	9.2	LR	26	0	0,13	57	27	NO	70
10.1	LR	20	1	1,07	47	31	SO	9	10.1	LR	18	0	0,66	19	28	SO	9
11.1	LR	16	1,5	0,23	18	30	S	54	11.1	LR	17	0	0,32	8	31	S	26
12.1	LR	19	0	0,28	15	30	N	62	12.1	LR	23	1,4	0,12	4	31	N	62
13.1	LR	25	0,8	0,87	368	26	N	65	13.1	LR	21	0	0,21	101	26	N	65
15.1	LR	27	0	0,06	287	43	O	21	15.1	LR	30	0	0,08	770	27	O	21
16.2	LR	26	1,3	0,56	700	39	N	21	16.2	LR	18	0	0,49	51	38	N	21
17.1	LR	20	0	0,75	259	27	S	25	17.1	LR	20	0	0,19	705	27	S	25
18.1	LR	21	0	0,48	499	38	P	3	18.1	LR	20	1,2	0,41	321	38	P	3
19.1	LR	27	0	0,29	87	38	S	130	19.1	LR	24	0	0,56	558	39	S	130
20.2	LR	18	0	0,74	168	51	P	49	20.2	LR	15	0	0,70	50	36	P	49
21.3	LR	15	0	0,73	13	30	N	91	21.3	LR	12	0	0,47	0,31	52	N	91
22.2	LR	26	1,6	0,95	82	51	O	36	22.2	LR	21	0	0,75	42	36	NE	15
23.1	LR	17	0	0,26	395	34	SE	12	23.1	LR	18	0,2	0,41	16	33	P	12
24.3	LR	23	0	0,54	760	51	NO	16	24.3	LR	16	0	0,38	36	38	NO	36
25.1	LR	18	1,5	0,36	21	31	E	57	25.1	LR	18	0,3	0,68	83	27	E	57
1.2	LT	21	0	0,41	560	48	SE	125	1.2	LT	22	0	0,88	48	31	SE	125
2.1	LT	18	2,1	0,46	25	36	N	88	2.1	LT	22	0	0,27	13	36	N	88
3.1	LT	20	0	0,48	24	40	SO	47	3.1	LT	20	0	0,32	39	40	SO	30
4.2	LT	20	0	0,50	45	46	NE	50	4.2	LT	15	0	0,63	12	35	NE	50
5.1	LT	23	2,8	0,95	34	36	SE	136	5.1	LT	19	0	1,17	25	36	SE	136
6.3	LT	20	1,5	0,14	37	31	O	19	6.3	LT	25	0,6	0,04	26	32	O	64
7.3	LT	25	1,1	0,35	187	36	O	22	7.3	LT	26	0	0,79	12	38	O	22
8.2	LT	21	1,1	0,38	32	31	NO	113	8.2	LT	13	0	0,53	6	41	NO	113
9.2	LT	18	1,5	1,40	90	37	S	67	9.2	LT	28	0	0,95	607	36	S	67
10.1	LT	18	3,1	0,44	79	38	SO	55	10.1	LT	17	0	0,31	8	35	NE	9
11.1	LT	15	0	0,29	11	36	N	12	11.1	LT	16	0	0,47	15	36	N	12
12.1	LT	20	0	0,30	9	31	N	49	12.1	LT	23	0,6	0,18	4	31	N	54
13.1	LT	22	4,7	0,47	127	31	E	23	13.1	LT	21	0	0,26	93	31	E	30
15.1	LT	25	1,5	0,29	21	40	NO	73	15.1	LT	27	0,7	0,07	54	40	NO	73
16.2	LT	25	0,8	0,46	38	34	S	5	16.2	LT	18	0	0,15	46	32	S	5
17.1	LT	20	0	0,18	81	24	SO	36	17.1	LT	21	0	0,23	525	24	SO	36
18.1	LT	19	1,5	0,41	47	33	N	44	18.1	LT	19	1	0,80	31	33	N	44
19.1	LT								19.1	LT							
20.2	LT								20.2	LT							
21.3	LT	15	0	0,69	11	31	O	16	21.3	LT	12	0	0,41	0,27	28	O	16
22.2	LT	25	1,9	0,24	80	24	O	34	22.2	LT	21	0	0,26	41	31	N	15
23.1	LT	18	0	0,23	69	24	N	20	23.1	LT	18	1,2	0,10	16	36	N	20
24.3	LT	22	0	0,95	134	24	P	19	24.3	LT	16	0	0,77	26	24	P	19
25.1	LT	18	0	0,86	34	35	E	24	25.1	LT	17	0,1	0,37	188	35	E	24
1.2	MT	21	0	0,78	35	14	NO	10	1.2	MT	22	0	0,99	15	14	NO	10
2.1	MT								2.1	MT							
3.1	MT								3.1	MT							
4.2	MT	20	0	0,32	45	12	NE	48	4.2	MT	15	0	0,72	19	12	NE	48
5.1	MT								5.1	MT							
6.3	MT	21	3,8	0,60	45	20	E	7	6.3	MT	25	0,1	3,48	26	20	E	7
7.3	MT	25	1,1	0,61	145	18	O	0	7.3	MT	26	0	0,61	380	18	O	0
8.2	MT	21	1,1	0,59	72	15	NO	107	8.2	MT	13	0	0,48	5	15	NO	107
9.2	MT	18	1,5	0,98	62	22	S	40	9.2	MT	28	0	0,49	596	22	S	40
10.1	MT								10.1	MT							
11.1	MT	15	0	0,23	11	3	N	0,5	11.1	MT	16	0	0,11	4	2	N	0,5
12.1	MT	20	0	0,44	9	16	S	42	12.1	MT	23	0	0,18	3	16	S	42
13.1	MT	22	4,7	0,69	127	14	E	6	13.1	MT	21	0	0,75	170	14	E	6
15.1	MT	25	0,9	1,21	59	15	NO	2	15.1	MT	27	0	0,32	23	15	NO	2
16.2	MT								16.2	MT							
17.1	MT								17.1	MT							
18.1	MT	19	1,5	0,40	47	16	N	60	18.1	MT	19	0	0,17	37	15	N	70
19.1	MT								19.1	MT							
20.2	MT								20.2	MT							
21.3	MT	15	0	0,28	2	3	S	13	21.3	MT	12	0	0,21	0,08	3	S	13
22.2	MT								22.2	MT							
23.1	MT								23.1	MT							
24.3	MT								24.3	MT							
25.1	MT	18	0	0,30	34	10	E	16	25.1	MT	17	0,1	0,48	222	83	E	16

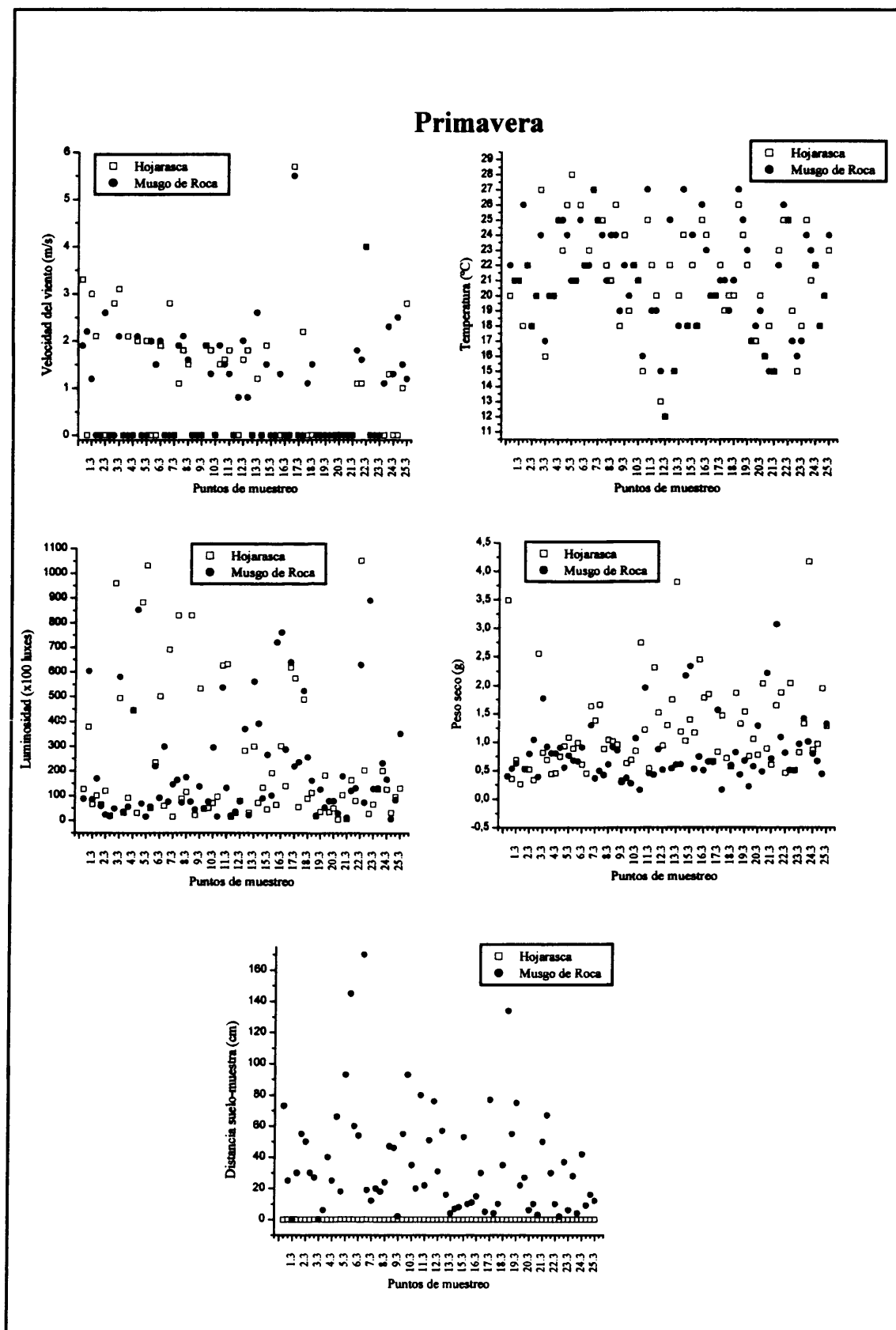


Figura 5.5.3: Representación de las variables ambientales estudiadas por muestra, hábitat y sustrato y época del año. Códigos con los puntos de muestreo en la Tabla 4.1.2.

Primavera

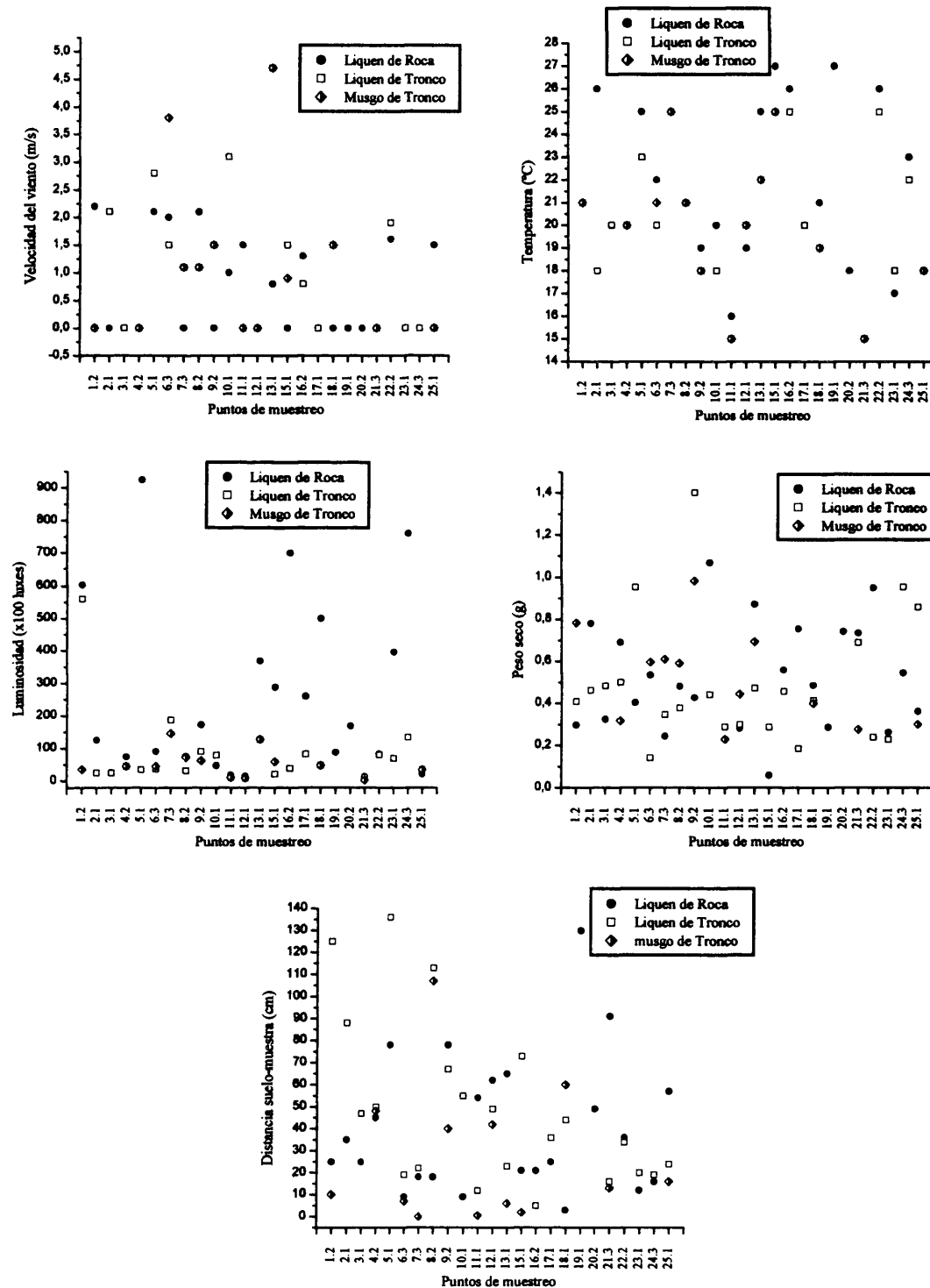


Figura 5.5.3 (Continuación)

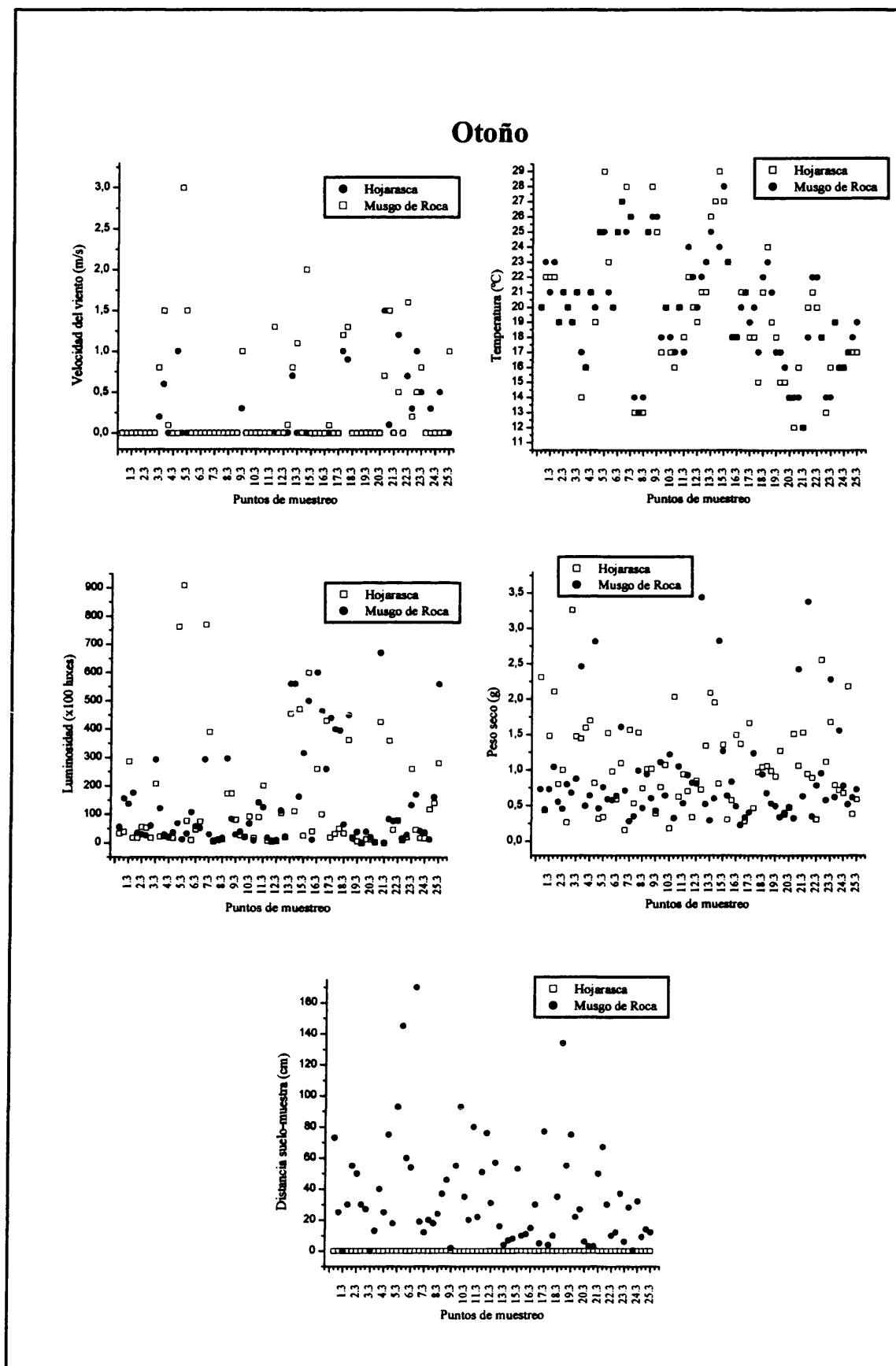


Figura 5.5.3 (Continuación)

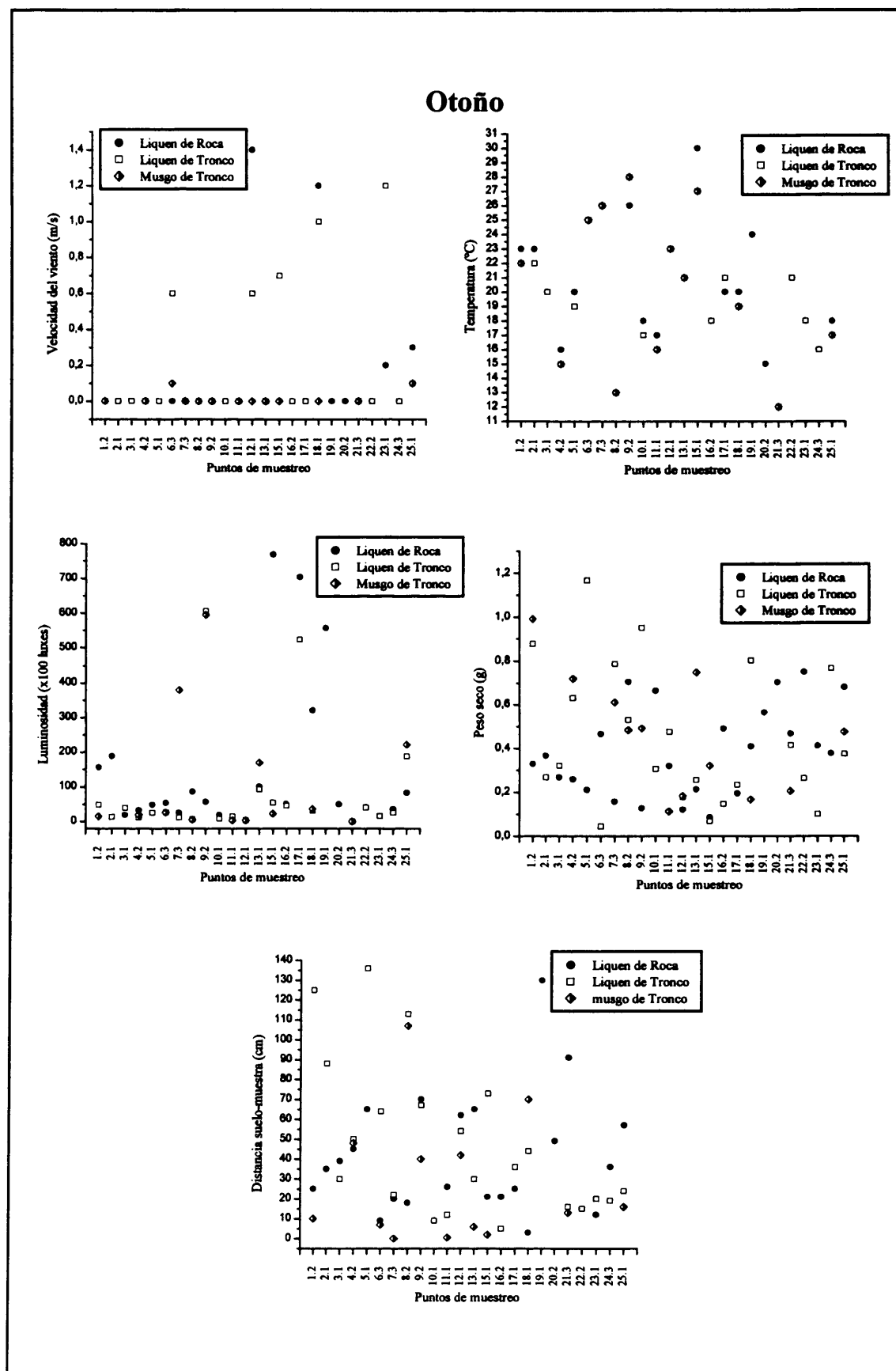


Figura 5.5.3 (Continuación)

5.5.1.2.- Balance de la presencia de las distintas categorías taxonómicas

En el presente estudio de los tardígrados en la Sierra de Guadarrama se han encontrado 47 especies pertenecientes a 17 géneros, 4 familias, 3 órdenes y dos clases (Tabla 5.5.4.A). En la Tabla 5.5.4 se indica la presencia de las distintas categorías taxonómicas totales, en la Península Ibérica, en Madrid, según la bibliografía, y lo obtenido en este trabajo para la Sierra de Guadarrama (Sierra). Se puede observar que comparando las tres últimas regiones con los totales hay muy pocas familias presentes en la Península Ibérica, Madrid y la Sierra (20-25%), sobre todo si se compara con la presencia de géneros (19,3-40,4%) (Tabla 5.5.4.B). En cuanto a los resultados obtenidos en este trabajo, no se han encontrado representantes de la familia Calohypsibiidae que sí han aparecido

Tabla 5.5.4: (A) Número absoluto de taxones limnoterrestres en las distintas categorías taxonómicas del *phylum* Tardigrada en total (Mundo), en la Península Ibérica (PI), en Madrid, según la bibliografía (Madrid), y en la Sierra de Guadarrama (Sierra), con los resultados de este trabajo. (B) Porcentaje (%) de los taxones limnoterrestres en las distintas categorías taxonómicas en la Península Ibérica, Madrid, según la bibliografía, y en la Sierra de Guadarrama, con los resultados de este trabajo, respecto a: (1) los valores totales (Total) y (2) respecto a lo encontrado en la Península Ibérica (PI).

(A)

Categorías Taxonómicas	Mundo	PI	Madrid	Sierra
Clase	3	2	2	2
Orden	5	3	3	3
Familia	20	5	5	4
Género	57	23	11	17
Especie	783	92	23	47

(B)

Categorías Taxonómicas	% respecto al Total (1)			% respecto a la PI (2)	
	PI	Madrid	Sierra	Madrid	Sierra
Clase	66,7	66,7	66,7	100	100
Orden	60,0	60,0	60,0	100	100
Familia	25,0	25,0	20,0	100	80,0
Género	40,4	19,3	30,0	48,0	74,0
Especie	12,0	3,0	6,3	25,0	53,3

tanto en los trabajos anteriores de Madrid, como en otro lugares de la Península Ibérica (Tabla 5.5.5). En cuanto a los géneros, en la Sierra han aparecido casi un tercio de los totales y un 75% de los ibéricos. De hecho, se han encontrado 6 géneros en la Comunidad de Madrid que no se mencionaban en la bibliografía relacionada con esta provincia. Sobre este mismo punto, los géneros, se puede resaltar el hecho de que un

gran número del total está presente en la Península Ibérica comparado con el número de especies encontradas: en la Península Ibérica hay un 40,4% de los géneros totales y tan sólo un 12% de las especies, hecho que se repite en la Sierra, ya que hay un 30% de los géneros totales y sólo un 6,3% de las especies (Tabla 5.5.4.B). Con referencia a las especies, en la Sierra se ha vuelto a encontrar más especies, el doble, que lo hallado en la bibliografía respecto a Madrid, lo que además supone más de la mitad de lo encontrado en toda la Península Ibérica (Tabla 5.5.4).

Tabla 5.5.5: Número y porcentaje (%) de los géneros por familia limnoterrestre ibérica en total (Mundo), en la Península Ibérica (PI), en Madrid, según la bibliografía, y en la Sierra de Guadarrama (Sierra), con los resultados de este trabajo; porcentajes calculados respecto a: (1) los valores totales (Total) y (2) respecto a lo encontrado en la Península Ibérica (PI).

Familias	Número absoluto				Porcentajes				
	GÉNEROS por FAMILIA				(1) % respecto al Total		(2) % respecto a la PI		
	Mundo	PI	Madrid	Sierra	PI	Madrid	Sierra	Madrid	Sierra
Milnesiidae	3	1	1	1	33,3	33,3	33,3	100	100
Calohypsibiidae	4	1	1	0	25,0	25,0	0	100	0
Hypsibiidae	21	9	4	11	43,0	19,1	52,4	44,4	122,2
Macrobiotidae	11	5	4	3	45,5	36,4	27,3	80,0	60,0
Echiniscidae	12	7	1	2	58,3	8,3	16,7	14,3	28,6

En la Tabla 5.5.5 se ha pormenorizado la cantidad de géneros por familia limnoterrestre presente en la Península Ibérica. Las familias más representadas porcentualmente en la Península Ibérica no son las mismas que en Madrid, según la bibliografía, o que en la Sierra, según este trabajo. En la Península Ibérica las familias con más representantes son Hypsibiidae, Echiniscidae y Macrobiotidae, en Madrid son Macrobiotidae e Hypsibiidae, lo mismo que en la Sierra (Tabla 5.5.5). En cuanto al porcentaje de géneros por familia de Madrid y de la Sierra respecto a la Península Ibérica cabe destacar que hay mayor presencia de los géneros Hypsibiidae y Echiniscidae en la Sierra que en Madrid y que se han encontrado más géneros de la primera de estas dos en la Sierra que en el resto de la Península Ibérica (Tabla 5.5.5).

Finalmente, en la Tabla 5.5.6 se presenta el número y porcentaje de especies por familia y por género limnoterrestre ibérico. Las familias más representadas, respecto a los totales, en la Península Ibérica son Calohypsibiidae y Milnesiidae, los mismo que en Madrid, mientras que en la Sierra son Milnesiidae y Macrobiotidae (Tabla 5.5.6.A). debe destacarse que se han encontrado tres veces más especies de la familia Milnesiidae en la Sierra que en el resto de la Península Ibérica (Tabla 5.5.6.A.1). De hecho hay:

- dos especies nuevas: *Minibiotus gumersindoi* n. sp. y *Macrobitus* n. sp.,
- dos especies citadas por primera vez en Europa: *Milnesium eurystomum* y *Milnesium tetralemellatum*,
- nueve especies citadas por primera vez en la Península Ibérica: *Macrobiotus terminalis*, *Macrobiotus sandrae*, *Macrobiotus macrocalix*, *Macrobiotus hyperboreus*, *Macrobiotus tenuis*, *Macrobiotus hystericogenitus*, *Itaquascon placophorum*, *Platicrista angustata* y *Eremobiotus alicatai*, y
- una nueva cita para una subespecie, *Echiniscus merokensis suecica*, en la Península Ibérica.

Al estudiar los porcentajes respecto a lo observado hasta la fecha en toda la Península Ibérica (Tabla 5.5.6.A.2) se observa que hay mayor porcentaje de especies en la Sierra para todas las familias (excepto para Calohypsibiidae, ya que en este trabajo no se han encontrado especies de esta familia) (Tabla 5.5.6.A.2).

En cuanto a las especies por género (Tabla 5.5.6.B) el hecho más destacable es que se han encontrado por primera vez en la Península Ibérica dos géneros (*Eremobiotus* y *Platicrista*) y en la Comunidad de Madrid otros 6 (*Astatumen*, *Doryphoribius*, *Hebesuncus*, *Itaquascon*, *Ramazzottius* y *Pseudechiniscus*) como resultado del presente trabajo. De nuevo, los géneros mejor representados porcentualmente no coinciden en las tres regiones, siendo *Calohypsibius* y *Parechiniscus* en la Península Ibérica, *Murrayon* en Madrid y *Milnesium* y *Eremobiotus* en la Sierra (Tabla 5.5.6.B.1). Acerca de los porcentajes respecto a la Península Ibérica, de nuevo los resultados de la Sierra son superiores a los de Madrid, excepto en aquellos géneros que no han aparecido en la Sierra (*Dactylobiotus*, *Pseudobiotus* y *Calohypsibius*), e incluso hay dos géneros en los que se han encontrado más especies en la Sierra que en el resto de la Península Ibérica, a saber, *Milnesium* y *Platicrista* (Tabla 5.5.6.B.2). Se han citado por primera vez en Madrid 21 especies [*Astatumen trinacriae*, *Diphascon* (*Adropion*) *prorsirostre*, *Diphascon* (*Adropion*) *scoticum*, *Diphascon* (*Diphascon*) *granifer*, *Doryphoribius flavus*, *Hebesuncus conjungens*, *Hypsibius camelopardis*, *Hypsibius pallidus*, *Isohypsibius pro-sostomus*, *Isohypsibius tetradactyloides*, *Ramazzottius oberhauseri*, *Macrobiotus areolatus*, *Macrobiotus echinogenitus*, *Macrobiotus pallarii*, *Macrobiotus persimilis*, *Macrobiotus recens*, *Macrobiotus richtersi*, *Minibiotus furcatus*, *Echiniscus bisetosus*, *Echiniscus blumi* y *Pseudechiniscus facettalis*].

Tabla 5.5.6: Número y porcentaje (%) de las especies por familia (A) y por género (B) limnoterrestre ibérico en total (Mundo), en la Península Ibérica (PI), en Madrid, según la bibliografía (Madrid), y en la Sierra de Guadarrama (Sierra), con los resultados de este trabajo; porcentajes calculados respecto a: (1) los valores totales (Total) y (2) lo encontrado en la Península Ibérica. Se han resaltado en gris los géneros encontrados por primera vez en la Comunidad de Madrid y en la Península Ibérica, que además están en negrita.

(A)

Familias	Número absoluto				Porcentajes				
	ESPECIES por FAMILIA				(1) % respecto al Total		(2) % respecto a la PI		
	Mundo	PI	Madrid	Sierra	PI	Madrid	Sierra	Madrid	Sierra
Milnesiidae	7	1	1	3	14,3	14,3	43,0	100	300
Calohypsibiidae	16	3	1	0	18,8	6,3	0	33,3	0
Hypsibiidae	295	32	9	20	11,0	3,1	7,0	28,2	62,5
Macrobiotidae	197	25	7	17	12,7	3,6	9,1	28,0	72,0
Echiniscidae	235	32	5	7	13,6	2,1	3,0	15,6	21,9

(B)

Familias	Géneros	Número absoluto				Porcentajes				
		ESPECIES por GÉNERO				(1) % respecto al Total		(2) % respecto a la PI		
		Mundo	PI	Madrid	Sierra	PI	Madrid	Sierra	Madrid	Sierra
Milnesiidae	<i>Milnesium</i>	4	1	1	3	25,0	25,0	75,0	100	300
Calohypsibiidae	<i>Calohypsibius</i>	4	3	1	0	75,0	25,0	0	33,3	0
Hypsibiidae	<i>Astatumen</i>	5	1	0		20,0	0	20,0	0	100
	<i>Diphascos</i>	77	9	3	6	11,7	3,9	7,8	33,3	66,7
	<i>Doryphoribius</i>	16	2	0		12,5	0	6,3	0	50,0
	<i>Eremobiotus</i>	2	0	0	1	0	0	50,0	0	200
	<i>Hebesuncus</i>	3	1	0		33,3	0	33,3	0	100
	<i>Hypsibius</i>	39	7	2	4	18,0	5,1	10,3	28,6	57,1
	<i>Isohypsibius</i>	117	9	2	3	7,7	1,7	2,6	22,2	33,3
	<i>Itaquascon</i>	7	1	0		14,3	0	14,3	0	100
	<i>Platicrista</i>	4	0	0	1	0	0	25,0	0	200
	<i>Pseudobiotus</i>	4	1	1	0	25,0	25,0	0	100	0
	<i>Ramazzottius</i>	18	2	0		11,1	0	5,6	0	50,0
Macrobiotidae	<i>Dactylobiotus</i>	10	3	2	0	30,0	20,0	0	66,7	0
	<i>Macrobiotus</i>	142	17	2	14	12,0	1,4	9,9	11,8	82,3
	<i>Minibiotus</i>	23	3	2	2	13,0	8,7	8,7	66,7	66,7
	<i>Murrayon</i>	7	2	2	2	28,6	28,6	28,6	100	100
	<i>Richtersius</i>	1	1	0	0	100	0	0	0	0
Echiniscidae	<i>Bryodelphax</i>	11	3	0	0	27,3	0	0	0	0
	<i>Cornechiniscus</i>	9	2	0	0	22,2	0	0	0	0
	<i>Echiniscus</i>	151	16	5	7	10,6	3,3	4,6	31,3	43,8
	<i>Hypechiniscus</i>	6	1	0	0	16,7	0	0	0	0
	<i>Parechiniscus</i>	2	2	0	0	100	0	0	0	0
	<i>Pseudechiniscus</i>	35	5	0		14,3	0	2,9	0	20,0
	<i>Testechiniscus</i>	6	1	0	0	16,7	0	0	0	0

5.5.1.3.- Ocupación territorial de los tardígrados en la Sierra de Guadarrama

Se han capturado un total de 16.701 individuos a los que hay que añadir el estudio de 792 cutículas y 2.054 huevos. Han aparecido tardígrados en todas las cuadrículas estudiadas en la Sierra de Guadarrama. Así mismo, se han encontrado en casi todos los

puntos de muestreo y sólo faltan en 36 muestras (aunque en 6 de ellas hay huevos), de un total de 410 analizadas. En la Figura 5.5.4 se puede observar el reparto de los tardígrados por época del

año y por hábitat, a partir de los datos de la Tabla 5.5.7, siendo significativamente distinto el número de individuos entre los hábitats estudiados, según el análisis *Kruskal-Wallis*

Tabla 5.5.7: Representación de los tardígrados, en número de individuos, en dos épocas del año, Primavera y Otoño, y en los cinco hábitats estudiados. H = hojarasca, MR = musgo de roca, MT = musgo de tronco, LR = liquen de roca y LT = liquen de tronco. N° = Número, % = porcentaje.

Hábitats	PRIMAVERA		OTOÑO	
	N° ejemplares	% del Total	N° ejemplares	% del Total
H	1684	10,1	1598	9,6
MR	3805	22,8	4266	25,5
LR	1472	8,8	2578	15,4
MT	355	2,1	255	1,5
LT	348	2,1	341	2,0

ANOVA ($p=0,0002$). El hábitat con mayor número de individuos es el musgo de roca, MR (8.071 tardígrados), seguido del liquen de roca, LR (4.050 tardígrados), la hojarasca, H (3.282 tardígrados), el liquen de tronco, LT (689 tardígrados) y el musgo de tronco, MT (610 tardígrados) (Tabla 5.5.7 y Figura 5.5.4). Mediante un análisis *U-Mann-Whitney* se ha determinado que hay diferencias significativas entre todos los hábitats (valores de p : LR-LT=0,000118; LR-MR=0,046; LR-H=0,00009; LR-MT=0,024; LT-

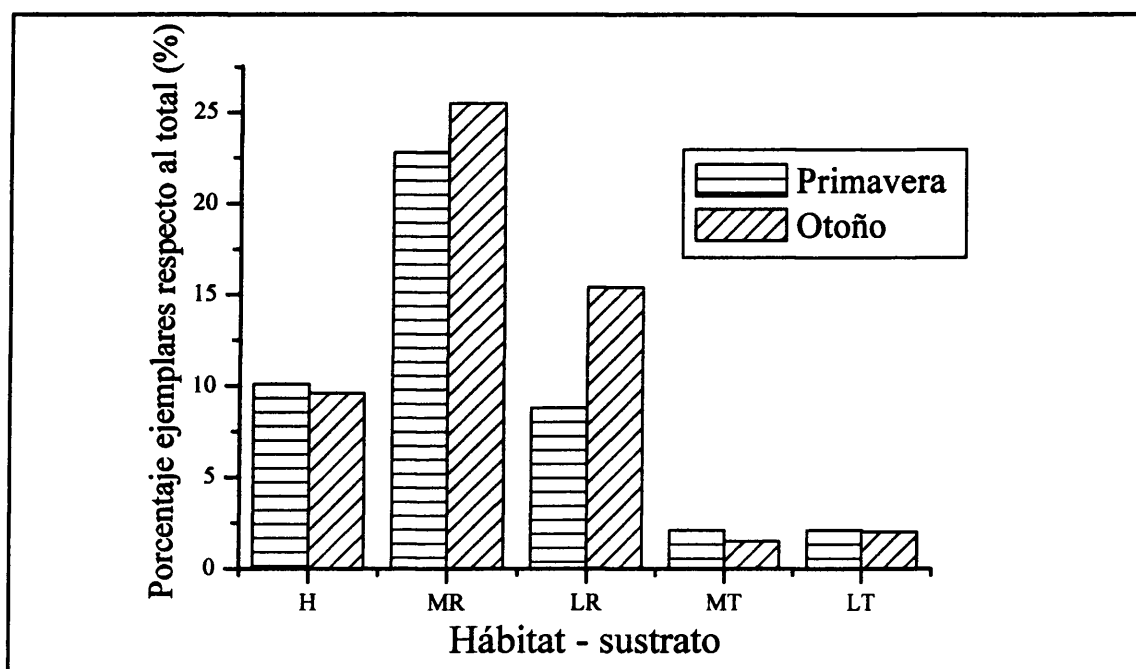


Figura 5.5.4: Porcentaje de ejemplares, respecto al total, por época del año y hábitat. Abreviaturas como en Tabla 5.5.1.

MR=0,010; MR-H=0,017), excepto entre líquen de tronco y hojarasca, y las de musgo de tronco y líquen de tronco, musgo de roca y hojarasca (LT-H, MT-LT, MT-MR, MT-H).

5.5.1.4.- Balance por especie

La presencia de cada especie en la zona de estudio, así como el número y porcentaje de individuos total y por época del año se presenta en la Tabla 5.5.8. Las especies que aparecen en un mayor porcentaje de puntos de muestreo son: *Milnesium tardigradum*, *Macrobiotus richtersi*, *Ramazzottius oberhaeuseri*, *Echiniscus trisetosus*, *Hypsibius dujardini*, *Hypsibius convergens*, *Macrobiotus terminalis* y *Echiniscus canadensis*, lo cual coincide con las especies que aparecen en más de 20 de las 24 cuadrículas estudiadas (Tabla 5.5.8). Entre éstas se encuentran aquellas que presentan un mayor número de individuos: *Echiniscus trisetosus*, *Echiniscus canadensis*, *Ramazzottius oberhaeuseri*, *Macrobiotus terminalis* y *Macrobiotus richtersi*. Esta tendencia se mantiene tanto en primavera como en otoño, y en el número de huevos (Tabla 5.5.8). Hay 10 especies que tan sólo aparecen en un punto de muestreo, son: *Diphascon (Adropion) prorsirostre*, *Diphascon (Diphascon) nodulosum*, *Eremobiotus alicatai*, *Hypsibius camelopardis*, *Isohypsibius tetradactyloides*, *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus hystricogenitus*, *Macrobiotus n. sp.*, *Macrobiotus tenuis* y *Milnesium tetralamellatum* (Tabla 5.5.8).

La Figura 5.5.5 nos muestra el número de ejemplares total (A) y el número medio de individuos (B) por muestra y en la Figura 5.5.6 por época del año, para cada especie ordenados de mayor a menor número de individuos. En todos los casos las especies del género *Echiniscus*, *E. trisetosus*, *E. canadensis* y *E. blumi*, ostentan los primeros puestos, junto a especies de la clase Eutardigrada como por ejemplo *Ramazzottius oberhaeuseri*, *Macrobiotus richtersi*, *Macrobiotus terminalis*, *Macrobiotus sandrae* y *Milnesium tardigradum*. Aparecen diferencias entre los totales absolutos (Figura 5.5.5.A) y la media por muestra y especie (Figura 5.5.5.B), ya que en el segundo caso las especies *Macrobiotus macrocalix*, *Macrobiotus hyperboreus*, *Hypsibius convergens* e *Hypsibius dujardini* parecen cobrar mayor importancia, lo mismo que las especies con poco número de individuos, que en la representación de números absolutos (Figura 5.5.8.A) apenas presenta importancia, y sí aparecen al contabilizar el número medio de individuos por muestra (Figura 5.5.5.B). En resumen, en número absoluto (en total, Figura 5.5.5.A y por época del año, Figura 5.5.6) hay una marcada disyuntiva entre pocas especies comunes con muchos individuos y muchas especies raras o poco abundantes. En el número de

individuos medio por muestra (Figura 5.5.5.B) las tendencias son similares, aunque las diferencias son menos marcadas.

Tabla 5.5.8: Presencia de cada especie en la Sierra de Guadarrama, número de individuos y de huevos. Código asignado y parámetros calculados. N° = número; % = porcentaje.

CÓDIGO	ESPECIES	N° puntos de muestreo	% puntos de muestreo	N° cuadrículas	Porcentaje cuadrículas	Número individuos	Porcentaje individuos	N° Individuos PRIMAVERA	N° Individuos OTOÑO	N° huevos
Trin	<i>Astatumen trinacriae</i>	13	18,1	10	41,7	46	0,3	15	31	0
Pror	<i>Diphascon (Adropion) prorsirostre</i>	1	1,4	1	4,2	1	0,0	0	1	0
Scot	<i>Diphascon (Adropion) scoticum</i>	17	23,6	11	45,8	78	0,5	39	39	0
Gran	<i>Diphascon (Diphascon) granifer</i>	14	19,4	11	45,8	57	0,3	0	57	0
Nodu	<i>Diphascon (Diphascon) nodulosum</i>	1	1,4	1	4,2	2	0,0	2	0	0
Ping	<i>Diphascon (Diphascon) pingüe</i>	18	25,0	12	50,0	65	0,4	42	23	0
Reca	<i>Diphascon (Diphascon) recamieri</i>	3	4,2	3	12,5	3	0,0	1	2	0
Flav	<i>Doryphoribius flavus</i>	19	26,4	15	62,5	79	0,5	25	54	10
Bise	<i>Echiniscus bisetosus</i>	8	11,1	7	29,2	11	0,1	8	3	0
Blum	<i>Echiniscus blumi</i>	35	48,6	18	75,0	1303	7,9	647	656	57
Cana	<i>Echiniscus canadensis</i>	37	51,4	20	83,3	2712	16,5	1241	1471	103
Medi	<i>Echiniscus mediantus</i>	30	41,7	16	66,7	755	4,6	341	414	21
Mero	<i>Echiniscus merokensis</i>	21	29,2	17	70,8	679	4,1	199	480	13
Trise	<i>Echiniscus trisetosus</i>	46	63,9	23	95,8	3420	20,9	1415	2005	118
Alic	<i>Eremobiotus alicatai</i>	1	1,4	1	4,2	4	0,0	0	4	0
Conj	<i>Hebesuncus conjungens</i>	2	2,8	2	8,3	12	0,1	12	0	0
Came	<i>Hypsibius camelopardis</i>	1	1,4	1	4,2	1	0,0	0	1	0
Conv	<i>Hypsibius convergens</i>	39	54,2	22	91,7	251	1,5	121	130	5
Duja	<i>Hypsibius dujardini</i>	40	55,6	21	87,5	522	3,2	298	224	60
Pall	<i>Hypsibius pallidus</i>	7	9,7	7	29,2	14	0,1	13	1	0
Marc	<i>Isohypsibius marcellinoi</i>	3	4,2	3	12,5	6	0,0	0	6	0
Pros	<i>Isohypsibius prosostomus</i>	18	25,0	13	54,2	92	0,6	56	36	25
Tetrad	<i>Isohypsibius tetradactyloides</i>	1	1,4	1	4,2	1	0,0	0	1	0
Placo	<i>Itaquascon placophorum</i>	5	6,9	4	16,7	8	0,0	3	5	0
Areo	<i>Macrobiotus areolatus</i>	4	5,6	3	12,5	29	0,2	28	1	23
Echi	<i>Macrobiotus echinogenitus</i>	2	2,8	1	4,2	7	0,0	7	0	5
Harms	<i>Macrobiotus harmsworthi</i>	11	15,3	9	37,5	51	0,3	23	28	2
Hufe	<i>Macrobiotus hufelandi</i>	1	1,4	1	4,2	5	0,0	0	5	1
Hype	<i>Macrobiotus hyperboreus</i>	7	9,7	5	20,8	126	0,8	67	59	29
Hystr	<i>Macrobiotus hystricogenitus</i>	1	1,4	1	4,2	6	0,0	0	6	0
Macr	<i>Macrobiotus macrocalix</i>	8	11,1	7	29,2	116	0,7	115	1	106
Mnsp	<i>Macrobiotus n.sp.</i>	1	1,4	1	4,2	20	0,1	9	11	4
Palla	<i>Macrobiotus pallarii</i>	32	44,4	19	79,2	191	1,2	72	119	30
Pers	<i>Macrobiotus persimilis</i>	3	4,2	3	12,5	16	0,1	10	6	3
Rece	<i>Macrobiotus recens</i>	4	5,6	4	16,7	17	0,1	16	1	11
Rich	<i>Macrobiotus richtersi</i>	49	68,1	22	91,7	1384	8,4	651	733	678
Sand	<i>Macrobiotus sandrae</i>	17	23,6	14	58,3	488	3,0	226	262	103
Term	<i>Macrobiotus terminalis</i>	39	54,2	21	87,5	1393	8,5	471	922	207
Eury	<i>Milnesium eurytomum</i>	2	2,8	1	4,2	19	0,1	9	10	0
Tard	<i>Milnesium tardigradum</i>	54	75,0	24	100,0	674	4,1	323	351	20
Tetral	<i>Milnesium tetralamellatum</i>	1	1,4	1	4,2	3	0,0	0	3	0
Furc	<i>Minibiotus furcatus</i>	15	20,8	12	50,0	169	1,0	110	59	3
Gumer	<i>Minibiotus gumersindoi</i>	4	5,6	4	16,7	8	0,0	3	5	0
Dian	<i>Murrayon dianeae</i>	2	2,8	2	8,3	32	0,2	14	18	0
Angu	<i>Platicrista angustata</i>	6	8,3	6	25,0	10	0,1	9	1	0
Face	<i>Pseudechiniscus facettalis</i>	6	8,3	6	25,0	25	0,2	9	16	0
Ober	<i>Ramazzottius oberhaeuseri</i>	47	65,3	24	100,0	1476	9,0	870	606	7

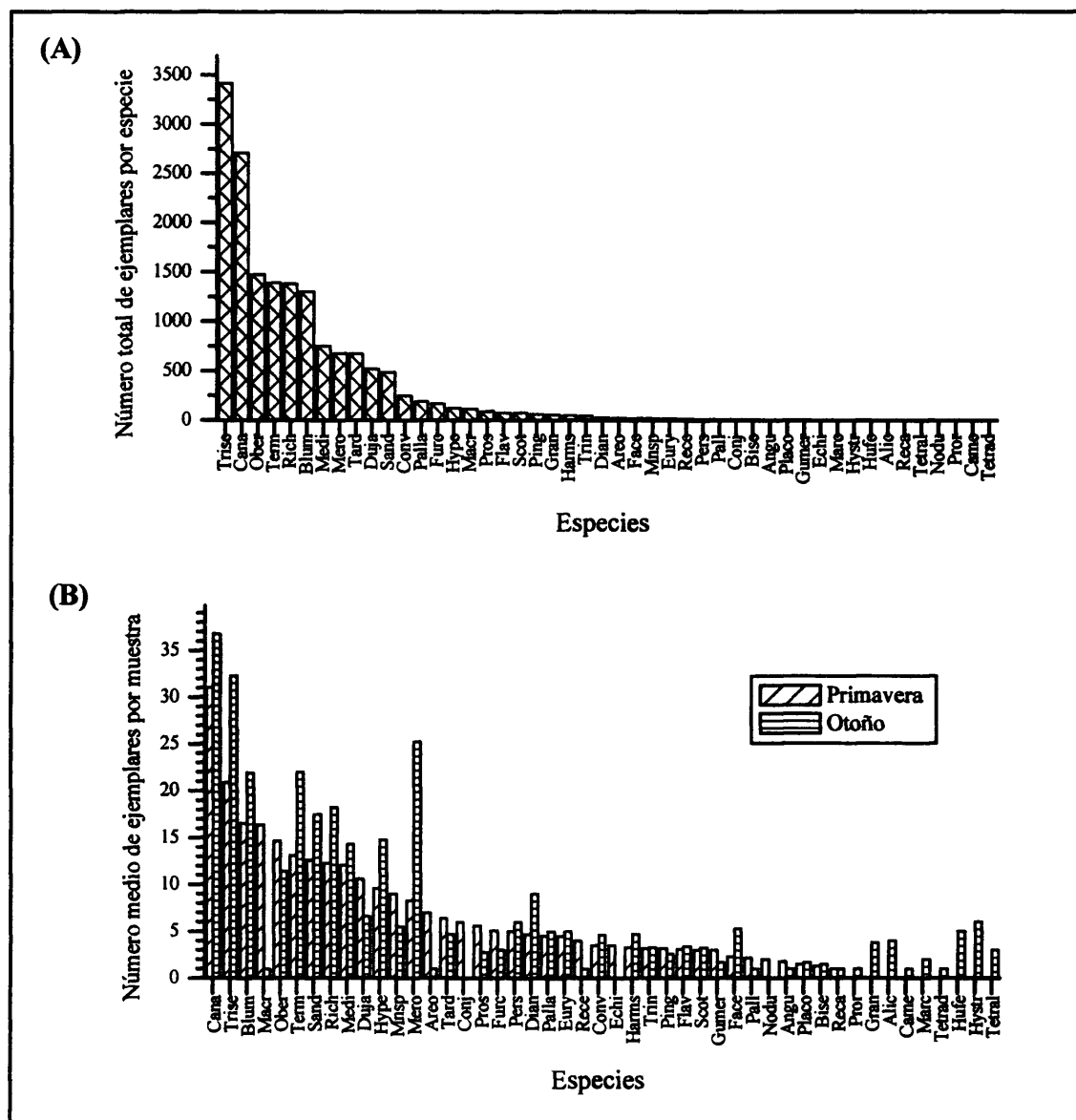


Figura 5.5.5: Representación del número total de ejemplares por especie (A) y el número medio de ejemplares por muestra, especie y época del año (B). Códigos de las especies como en la Tabla 5.5.8.

En las Tablas 5.5.9 y 5.5.10 se presentan los intervalos o los valores de las variables continuas y discretas respectivamente, del hábitat de cada especie en este estudio. Un análisis no paramétrico (puesto que las variables no son normales) de *Wilcoxon* para dos muestras dependientes, entre la media ponderada de los intervalos para cada especie en cada variable y la media ponderada del intervalo total indica que los intervalos de las especies para la velocidad del viento ($p=0,000024$), la luminosidad ($p=0,0091$), la distancia desde el suelo hasta la muestra ($p=0,0018$) y el peso seco ($p=0,00069$) son significativamente distintos a los de la totalidad del estudio. Lo que muestra una selección de los tardígrados por el hábitat.

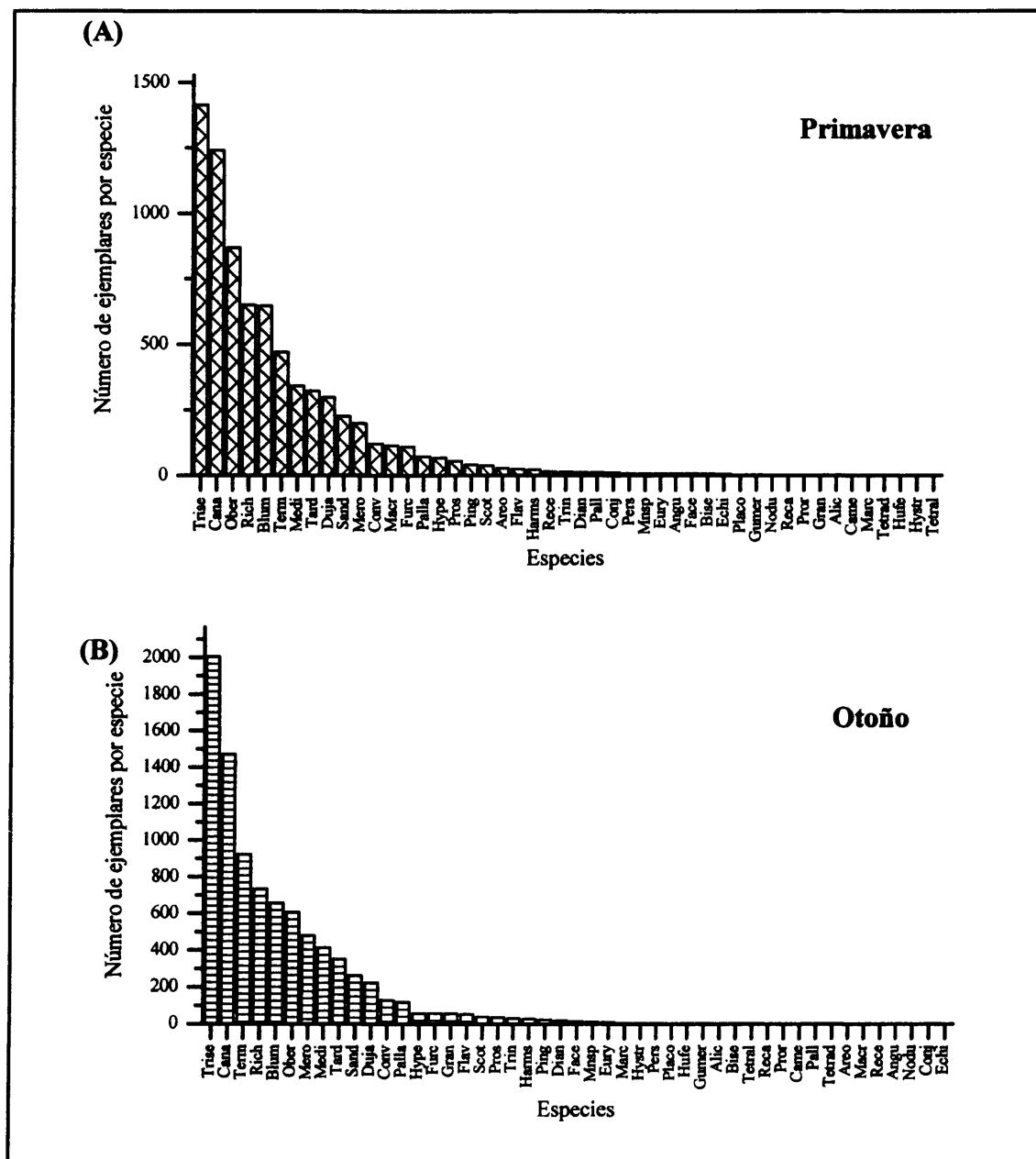


Figura 5.5.6: Representación del número de ejemplares total por especie y época del año. Código de cada especie como en la Tabla 5.5.8.

Tabla 5.5.9: Intervalos de las variables ambientales continuas para cada especie. Altitud (m), Vv=velocidad del viento (m/s), T=temperatura (°C), Ps=peso seco (g), L=luminosidad (x100 luxes), Dist=distancia del suelo hasta la muestra (cm).

Especies	Altitud	Vv	T	Ps	L	Dist
<i>Astatumen trinacriae</i>	920-1720	0-2,1	13-22	0,42-2,11	0,3-286	0-76
<i>Diphascon (Adropion) prorsirostre</i>	1120	0	22	2,11	18	0
<i>Diphascon (Adropion) scoticum</i>	880-2240	0-4,0	12-29	0,30-3,50	0,3-1050	0
<i>Diphascon (Diphascon) granifer</i>	840-1480	0-0,1	12-29	0,47-2,11	0,29-470	0
<i>Diphascon (Diphascon) nodulosum</i>	1600	0	13	1,51	30	0
<i>Diphascon (Diphascon) pingue</i>	880-1520	0-2,1	12-25	0,26-2,11	0,3-444	0-55
<i>Diphascon (Diphascon) recamieri</i>	880-110	0-3,3	15-23	0,30-3,50	50-600	0
<i>Doryphoribius flavus</i>	760-1560	0-2,1	12-27	0,35-2,11	0,29-625	0
<i>Echiniscus bisetosus</i>	900-1260	0-2,2	16-26	0,32-0,90	8-888	2-54
<i>Echiniscus blumi</i>	740-1920	0-2,6	12-26	0,13-3,07	3-925	0-78
<i>Echiniscus canadensis</i>	880-1920	0-5,5	14-27	0,13-2,42	8-888	0-80
<i>Echiniscus mediantus</i>	880-1560	0-5,5	14-27	0,13-1,95	8-1050	0-80
<i>Echiniscus merokensis</i>	760-2020	0-2,6	12-30	0,06-2,82	0,31-760	0-93
<i>Echiniscus trisetosus</i>	880-2020	0-5,7	14-27	0,11-3,38	8-925	0-80
<i>Eremobiotus alicatai</i>	1120	0	25	0,94	296	37
<i>Hebesuncus conjungens</i>	1720-1920	0-2,1	20-25	0,90-0,92	34-852	6-66
<i>Hypsibius camelopardis</i>	1420	0	15	1,27	0,3	0
<i>Hypsibius convergens</i>	760-2240	0-5,7	12-29	0,16-3,07	0,3-909	0-67
<i>Hypsibius dujardini</i>	760-1920	0-4,0	12-27	0,18-3,50	0,3-1050	0-91
<i>Hypsibius pallidus</i>	1120-1640	0-1,8	16-27	0,53-1,60	24-630	0-19
<i>Isohypsibius marcellinoi</i>	1060-1420	0-0,9	15-18	0,91-1,27	0,3-50	0
<i>Isohypsibius prosostomus</i>	920-2240	0-1,8	12-26	0,35-1,60	0,3-830	0-93
<i>Isohypsibius tetradactyloides</i>	1080	0	22	0,70	8	0
<i>Itaquascon placophorum</i>	1180-1480	0	13-25	0,45-0,99	5-575	0-18
<i>Macrobiotus areolatus</i>	1180-2240	0-2,0	13-28	0,55-1,08	12-1031	0-18
<i>Macrobiotus echinogenitus</i>	1120-1520	0-4,7	15-22	0,47-0,54	21-127	16-23
<i>Macrobiotus harmsworthi</i>	880-1720	0-3,3	14-26	0,60-3,50	7-200	0-40
<i>Macrobiotus hufelandi</i>	1500	0,1	16	0,50	29	40
<i>Macrobiotus hyperboreus</i>	1100-1720	0-3,3	15-21	0,23-3,50	11-126	0-48
<i>Macrobiotus hystricogenitus</i>	840	0	29	0,81	470	0
<i>Macrobiotus macrocalix</i>	920-1520	0-1,9	15-27	0,16-1,95	15-536	2-80
<i>Macrobiotus n.sp.</i>	880	0	18-23	0,30-0,64	100-600	0-10
<i>Macrobiotus pallarii</i>	840-2240	0-4,0	12-29	0,30-2,55	6-1050	0-67
<i>Macrobiotus persimilis</i>	1040-1260	0-1,9	16-24	0,16-0,93	15-235	4-51
<i>Macrobiotus recens</i>	1160-2020	0-4,0	15-27	0,78-2,21	78-882	0-10
<i>Macrobiotus richtersi</i>	760-1560	0-4,7	12-27	0,24-4,18	0,3-1050	0-4,7
<i>Macrobiotus sandrae</i>	920-1720	0-4,7	13-28	0,13-1,95	6-705	0-91
<i>Macrobiotus terminalis</i>	920-2240	0-2,8	12-28	0,11-2,55	0,18-1031	0-91
<i>Milnesium eurytostomum</i>	1500-1720	0-0,6	14-20	0,32-1,44	12-45	0-50
<i>Milnesium tardigradum</i>	680-2020	0-4,7	12-30	0,04-4,18	0,27-1050	0-136
<i>Milnesium tetralamellatum</i>	1240	0	15	0,37	13	0
<i>Minibiotus furcatus</i>	920-1420	0-2,5	12-26	0,12-2,38	0,18-603	0-91
<i>Minibiotus gumersindoi</i>	1080-1220	0-1,3	18-26	0,73-1,05	18-200	0-73
<i>Murrayon dianeae</i>	1100-1600	0-1,9	13-22	0,73-1,50	7-87	0-76
<i>Platicrista angustata</i>	1080-1520	0-2,1	15-21	0,42-2,75	14-95	0-18
<i>Pseudechiniscus facettalis</i>	1100-2240	0-5,5	18-25	0,40-1,86	12-639	5-93
<i>Ramazzottius oberhaeuseri</i>	760-1920	0-4,7	12-27	0,04-4,18	0,18-925	0-91

Tabla 5.5.10: Valores que toman las variables discretas para cada especie en las muestras donde aparecen.
Los códigos de las especies de musgo, líquen y árboles y arbustos de la hojarasca se indican en Tabla 5.5.1

Especies	Tipo vegetación	Especies de musgo	Especies de líquen	Especies de árboles
<i>Astatumen trinacriae</i>	1, 2, 4, 5, 7, 11	11, 12		53, 62, 68, 70, 74
<i>Diphascon (Adropion) prorsirostre</i>	2			70
<i>Diphascon (Adropion) scoticum</i>	1, 3, 4, 5, 7, 11, 13, 14, 17			53, 55, 62, 63, 68, 70, 74, 75
<i>Diphascon (Diphascon) granifer</i>	1, 2, 4, 5, 8, 11			53, 59, 69, 70, 72, 73, 74, 75
<i>Diphascon (Diphascon) nodulosum</i>	2			70
<i>Diphascon (Diphascon) pingue</i>	1, 2, 4, 5, 6, 7, 13	1, 10, 12		53, 62, 70, 74, 75
<i>Diphascon (Diphascon) recamieri</i>	1, 7, 10			62, 68, 72
<i>Doryphoribius flavus</i>	2, 4, 5, 6, 7, 9, 11, 15			53, 55, 59, 62, 64, 66, 70, 74
<i>Echiniscus bisetosus</i>	2, 4, 7, 9, 10	6, 9, 20	31, 38	
<i>Echiniscus blumi</i>	1, 2, 3, 4, 6, 7, 9, 10, 11, 14, 16, 17	3, 4, 6, 7, 8, 10, 14, 15, 16, 17, 20, 22, 78, 79, 81	24, 26, 27, 28, 30, 31, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 42, 51	64, 65, 66
<i>Echiniscus canadensis</i>	1, 2, 4, 6, 7, 9, 10, 13, 14, 16, 17	1, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 14, 15, 16, 20, 21, 22, 81, 83	26, 27, 28, 31, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39,	57 62, 64, 66, 74
<i>Echiniscus medianus</i>	1, 2, 4, 6, 7, 9, 10, 11	1, 6, 7, 8, 9, 10, 15, 20, 22, 78, 81, 83	24, 26, 27, 28, 30, 31, 33, 34, 35, 36, 38, 39	62, 74
<i>Echiniscus merokensis</i>	1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 14, 15	1, 2, 3, 5, 7, 12, 18, 20, 78	27, 36, 40, 43, 51, 52,	60, 62, 64, 66, 69, 70
<i>Echiniscus trisetosus</i>	1, 2, 3, 4, 6, 7, 9, 10, 11, 14, 16, 17	1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 14, 15, 16, 17, 18, 20, 22, 78, 80, 81, 83	26, 27, 28, 30, 31, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 42, 48, 51	55, 62, 63, 64, 65, 66, 74
<i>Eremobiotus alicatai</i>	14	7		
<i>Hebesuncus conjungens</i>	1, 2	6, 16		
<i>Hypsibius camelopardis</i>	5			53
<i>Hypsibius convergens</i>	1, 2, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 14, 15, 16, 17	1, 2, 6, 8, 11, 14, 15, 17, 21, 22, 80	26, 31, 36, 34, 40	53, 55, 56, 58, 60, 62, 68, 69, 70, 73, 74, 75
<i>Hypsibius dujardini</i>	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 17	6, 8, 11, 15, 16, 20	24, 30, 31, 36, 52	53, 57, 59, 60, 62, 63, 64, 65, 66, 68, 69, 70, 72, 74, 75
<i>Hypsibius pallidus</i>	2, 4, 7, 13, 14	4, 6		70, 74, 72
<i>Isohypsibius marcellinoi</i>	4, 5, 7			53, 62, 74
<i>Isohypsibius prosostomus</i>	2, 4, 5, 6, 7, 10, 11, 17	3, 4, 10, 20	31	53, 60, 62, 63, 70, 74
<i>Isohypsibius tetradactyloides</i>	6			74
<i>Itaquascon placophorum</i>	4, 11, 13	11		74

Tabla 5.5.10 (Continuación)

Especies	Tipo vegetación	Especies de musgo	Especies de líquen	Especies de árboles
<i>Macrobotus areolatus</i>	1, 11, 14, 17	11, 18		55, 68
<i>Macrobotus echinogenitus</i>	3, 13	12	31	
<i>Macrobotus harmsworthi</i>	1, 2, 4, 5, 14	12		53, 54, 59, 67, 68, 70, 74
<i>Macrobotus hufelandi</i>	2	12		
<i>Macrobotus hyperboreus</i>	2, 3, 4, 6	3, 12	25	68, 70, 73, 74
<i>Macrobotus hystericogenitus</i>	10			73
<i>Macrobotus macrocalix</i>	1, 2, 3, 4, 6, 7, 9	6, 8, 9, 10, 12, 15, 20		
<i>Macrobotus n.sp.</i>	10	21		72
<i>Macrobotus pallarii</i>	1, 2, 4, 6, 7, 11, 13, 14, 16, 17	10, 12, 18, 78	28, 33, 37, 38, 39, 40	55, 57, 62, 66, 68, 70, 72, 73, 74, 75
<i>Macrobotus persimilis</i>	2, 6, 7	6, 10, 15		
<i>Macrobotus recens</i>	13, 14	11, 17		55, 58
<i>Macrobotus richtersi</i>	1, 2, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 13, 14, 15, 17	8, 11, 12, 14, 15, 20, 21, 78, 80	24, 31, 36, 51	53, 54, 55, 57, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 66, 68, 69, 70, 72, 73, 74, 75
<i>Macrobotus sandrae</i>	1, 2, 3, 7, 9, 10, 11, 14, 16	6, 12, 14, 15, 22	24, 26, 27, 29, 30, 31, 33, 34, 36, 37, 38, 39, 41	68
<i>Macrobotus terminalis</i>	1, 2, 3, 4, 6, 7, 9, 10, 11, 14, 17	1, 2, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 20, 21, 22, 78, 81	26, 28, 30, 31, 38, 48, 52	55, 56, 62, 68, 70, 74
<i>Milnesium eurytomum</i>	2, 14	12, 16	35	68
<i>Milnesium tardigradum</i>	1, 2, 4, 7, 9, 10, 14, 15, 17	4, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 20, 21, 22	26, 27, 31, 36, 38, 39, 51, 24, 28, 31, 32, 34, 35, 36, 38	54, 55, 58, 60, 61, 62, 64, 65, 66, 68, 69, 70, 72, 73, 74
<i>Milnesium tetralamellatum</i>	11			73
<i>Minibiotus furcatus</i>	2, 4, 5, 6, 7, 10, 11, 13, 14	2, 3, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 14, 16, 17, 20, 83	26, 27, 30, 31, 35	53, 59, 62, 70, 74
<i>Minibiotus gumersindoi</i>	1, 4, 6, 10	10, 12, 20		74
<i>Murrayon dianeae</i>	1, 2	12		70
<i>Platicrista angustata</i>	2, 3, 6, 11	11, 12		70, 74
<i>Pseudechiniscus facettalis</i>	1, 2, 6, 7, 14, 17	4, 6, 12, 20		
<i>Ramazzottius oberhaeuseri</i>	1, 2, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 13, 14, 15	2, 3, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 14, 15, 16, 17, 18, 20, 21	24, 27, 29, 30, 31, 32, 33, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 42, 51	54, 55, 62, 66, 68, 69, 70, 72, 74, 75

5.5.2.- Análisis de la biodiversidad

En primer lugar, se presentan los resultados de los análisis relacionados con la eficacia en el muestreo y las diferencias en el esfuerzo de muestreo en este estudio. En segundo lugar, se van a describir y examinar los cuatro índices de diversidad calculados, respecto a cada una de las variables discretas estudiadas, haciendo mayor hincapié en el número de especies (S), por su universalidad y por su simplicidad. Por último, se van a indicar los resultados de los análisis multivariantes de los cuatro índices respecto a las variables continuas.

5.5.2.1.- Curvas de acumulación

Se va a tratar de determinar la eficacia en el muestreo mediante las curvas de acumulación, antes de abordar el estudio de la biodiversidad a través de algunos de los índices existentes, para poder descartar un muestreo insuficiente como causa de las diferencias que puedan aparecer entre dichos índices y las variables analizadas en este trabajo. Para tal efecto, se ha llevado a cabo una curva de acumulación para cada tipo de hábitat y época del año, y para cada hábitat en su conjunto (Figura 5.5.7). Los valores de la pendiente máxima (un valor de dicha pendiente inferior a 0,1 indica una buena eficacia de muestreo), el coeficiente R (indica la cantidad de varianza explicada), el número máximo teórico de especies, el número máximo de especies encontradas en este trabajo y el número de muestreos teóricamente necesarios para alcanzar el número máximo de especies, calculado mediante la inversa de la pendiente máxima, se presentan en la Tabla

5.5.11. Se puede observar

que salvo el musgo de roca (total, MR, en primavera, MRP, y en otoño, MRO) y el liquen de roca de otoño (LRO), los demás hábitats se han muestreado con bastante eficacia, a pesar de que las muestras de hojarasca y musgo de roca se han recogido en 72 puntos de muestreo y las de musgo de tronco y liquen de roca y tronco en 24 puntos. En general la diferencia entre el número máximo de especies teórico, calculado a partir de las curvas de acumulación, y el número de especies encontrado en este trabajo por hábitat y época del año nunca supera las 7

Tabla 5.5.11: Valores de la pendiente máxima (Pdte), el coeficiente R (R), el número máximo de teórico de especies (NMsp), el número máximo de especies encontradas en este trabajo (S) y el número de muestreos teórico necesarios para alcanzar el número máximo teórico de especies, calculado mediante la inversa de la pendiente máxima (Muestreos) para cada hábitat y época del año y para cada hábitat en un conjunto. H = hojarasca, MR = musgo de roca, LR = liquen de roca, MT = musgo de tronco, LT = liquen de tronco, P = primavera, O = otoño.

Hábitats	Pdte	R	NMsp	S	Muestreos
H	0,09	0,991	44	40	11
HP	0,07	0,999	33	29	14
HO	0,08	0,991	41	35	9
MR	0,12	0,995	42	36	9
MRP	0,12	0,996	38	32	8
MRO	0,13	0,992	41	34	8
LR	0,0096	0,996	18	17	105
LRP	0,0012	0,990	18	14	53
LRO	0,14	0,966	23	16	8
MT	0,021	0,999	21	15	49
MTP	0,09	0,991	44	15	11
MTO	0,017	0,999	16	11	59
LT	0,03	0,998	18	14	37
LTP	0,021	0,9999	14	11	47
LTO	0,022	0,994	12	9	44

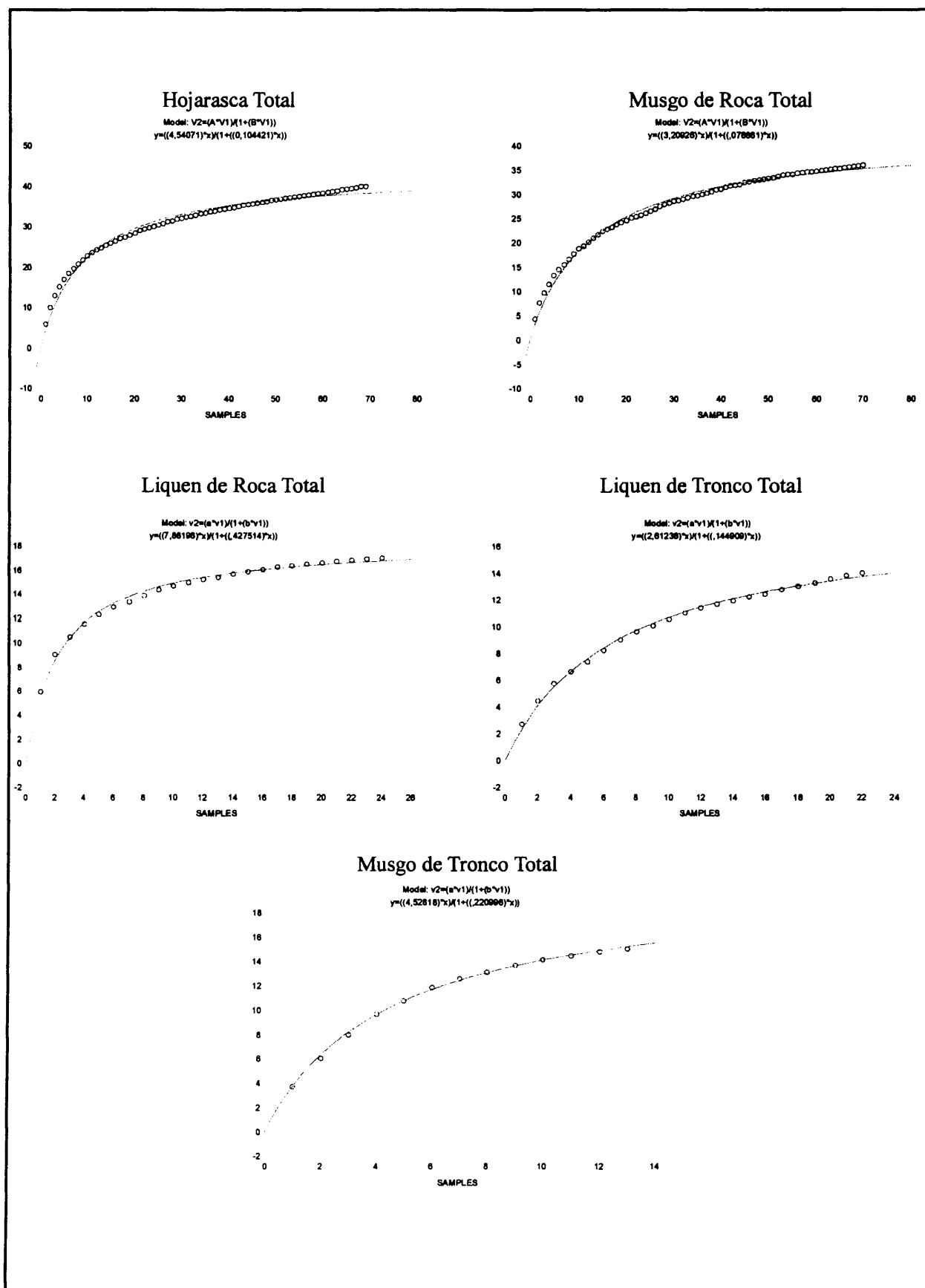


Figura 5.5.7: Curvas de acumulación por hábitat y sustrato, en total y por época del año. Se muestran los coeficientes de la ecuación de clench ajustada (línea continua).

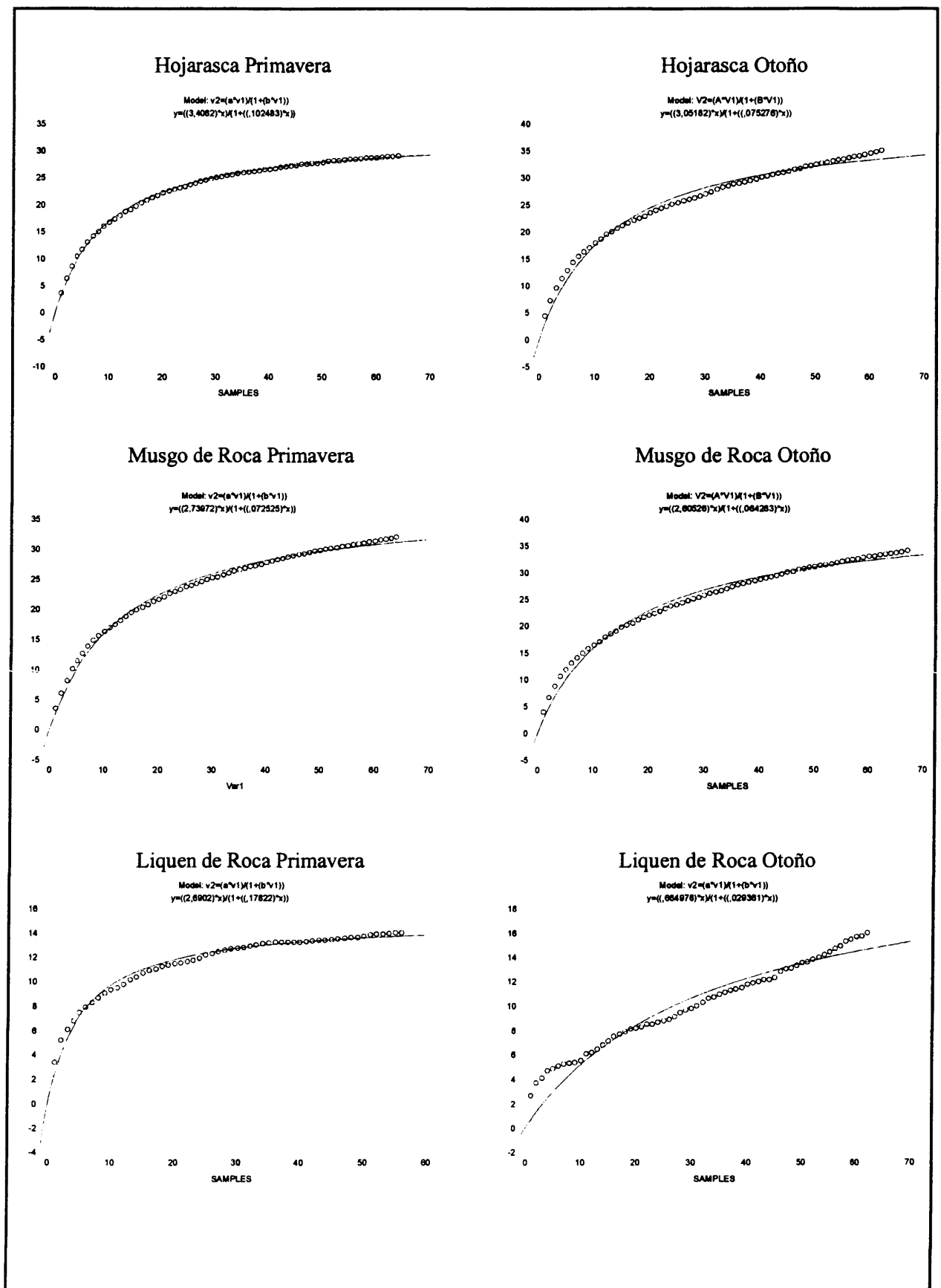


Figura 5.5.7 (Continuación)

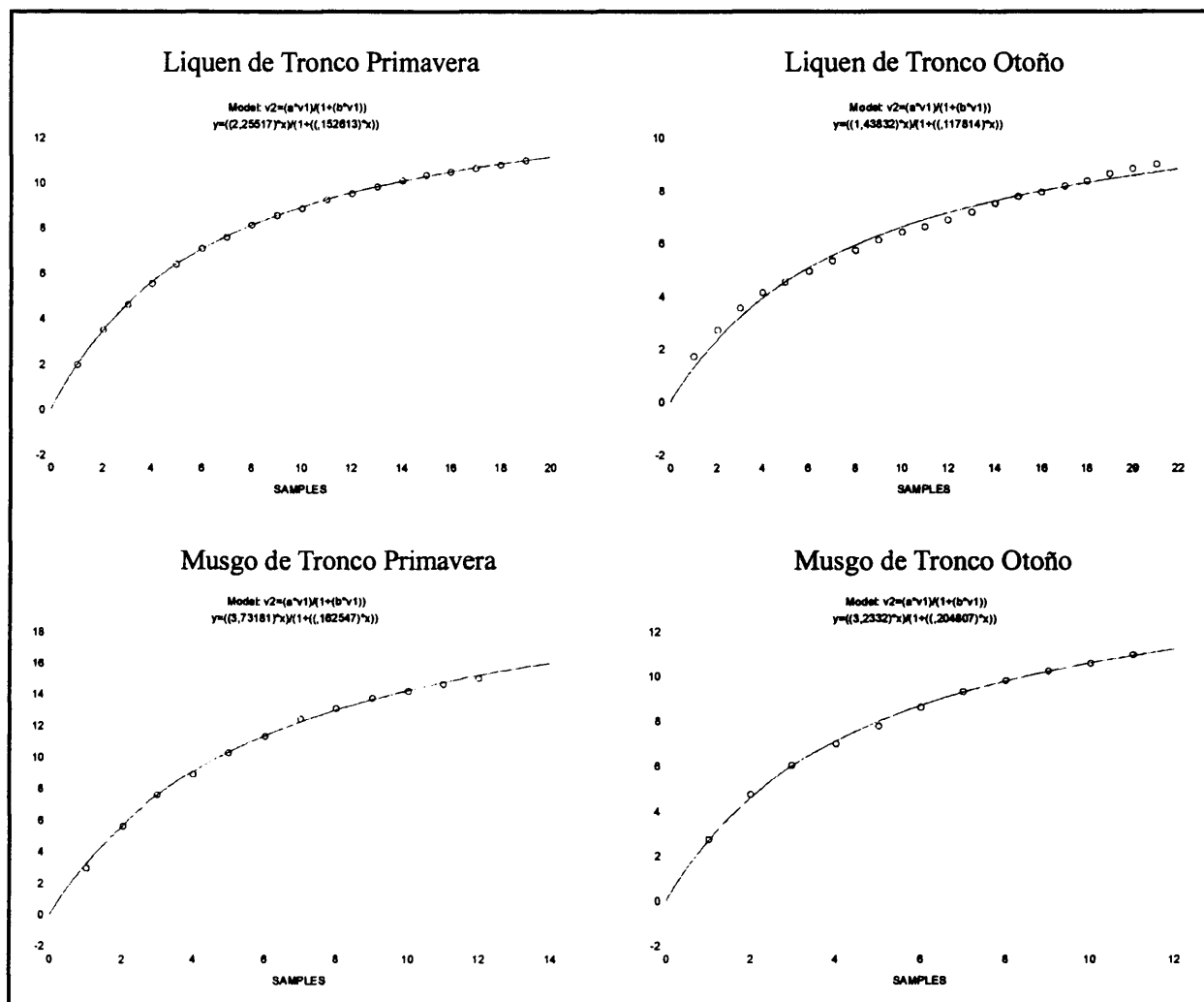


Figura 5.5.7 (Continuación)

especies, salvo en el caso del musgo de tronco de primavera (Tabla 5.5.11). En casi todos los hábitats el mayor esfuerzo de muestreo ha de realizarse en primavera, excepto para el musgo de tronco (Tabla 5.5.11). Resumiendo, se puede decir que salvo el musgo de roca que presenta unos resultados algo menos óptimos, en el resto de los hábitat se han alcanzado cotas muy altas en el hallazgo de especies.

5.5.2.2.- Diferencias en el esfuerzo de muestreo

Una de las cuestiones que quedaba en el aire en el trabajo de Guil (2002) se refería a si es mejor invertir el esfuerzo de muestreo en ampliar la zona de estudio, aumentando el número de puntos de muestreo, o es mejor diversificar los tipos de hábitats en cada punto de muestreo para optimizar el hallazgo de especies en detrimento del número de puntos de muestreo. El diseño de muestreo empleado en este trabajo permite res-

ponder a esta pregunta para la zona estudiada, ya que en 72 puntos de muestreo se han recogido muestras de hojarasca y de musgo de roca, mientras que en 24 de ellos se han recogido muestras, además, de musgo de tronco y de liquen de roca y tronco. Se trata de ver si existen diferencias significativas en el número de especies por cuadrícula si se tienen en cuenta los resultados de los 72 puntos de muestreo con muestras de hojarasca y de musgo de roca (más puntos de muestreo y menos hábitats por punto de muestreo) o si sólo se tienen en cuenta los 24 de esos puntos de muestreo con muestras de hojarasca, de musgo de roca y tronco y de liquen de roca y tronco (más hábitats por punto de muestreo y menos puntos de muestreo) (Tabla 5.5.12). Puesto que son variables que no tienen una distribución normal, se utiliza estadística no paramétrica, en concreto se van a comparar dos muestras dependientes y se utiliza el análisis de *Wilcoxon*. Dichos análisis muestran como significativas las diferencias entre aumentar los puntos de muestreo y diversificar los hábitats por punto de muestreo (valores de p : total = 0,000082; primavera = 0,00056; otoño = 0,000040). En la Figura 5.5.8 se muestra el número de especies

Tabla 5.5.12: Número de especies por cuadrícula con los resultados de los 72 puntos de muestreo con muestras de hojarasca y de musgo de roca y con los 24 de esos puntos de muestreo con muestras de hojarasca, de musgo de roca y tronco y de liquen de roca y tronco.

CUADRÍCULA	72 PUNTOS DE MUESTREO			24 PUNTOS DE MUESTREO		
	PRIMAVERA	OTOÑO	TOTAL	PRIMAVERA	OTOÑO	TOTAL
1	20	18	25	16	16	18
2	13	22	24	11	17	21
3	7	7	9	10	7	12
4	17	15	26	11	13	19
5	12	10	16	7	5	8
6	12	10	13	8	8	9
7	12	10	14	7	9	9
8	13	17	19	12	14	17
9	10	11	15	11	8	13
10	7	9	11	5	8	9
11	18	16	24	14	12	17
12	17	18	24	14	16	22
13	19	9	20	13	5	13
15	6	7	9	5	6	6
16	14	8	14	8	6	8
17	10	8	13	9	8	10
18	17	16	21	9	11	13
19	9	18	20	4	7	9
20	14	17	22	7	6	11
21	12	13	17	9	8	12
22	12	10	13	8	8	11
23	10	9	12	10	8	12
24	6	11	13	4	6	8
25	6	10	11	10	5	10

por cuadrícula aumentando los puntos de muestreo (x72) y diversificando los hábitats por punto de muestreo (x24) en total (Figura 5.5.8.A), en primavera (Figura 5.5.8.B) y en otoño (Figura 5.5.8.C). En las tres representaciones se observa que los valores en los 72 puntos de muestreo están por encima del número de especies en los 24 puntos, excepto en la tercera cuadrícula en primavera y en el total, y en las cuadrículas 9 y 25 en primavera, donde los datos en los 24 puntos son superiores a los datos con 72 puntos (Figura 5.5.8). En la Figura 5.5.9 se han representado los valores medios por esfuerzo de muestreo, en total y en las dos épocas del año, y se puede comprobar que los valores

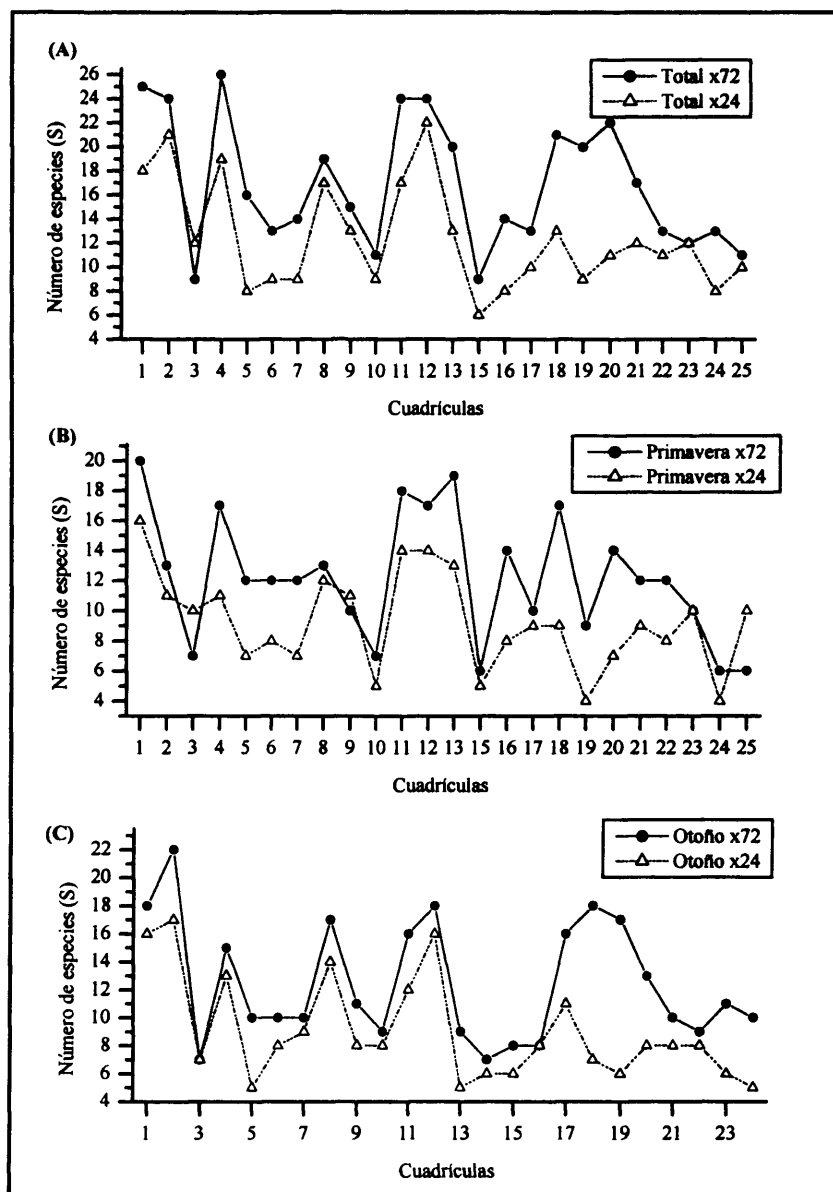


Figura 5.5.8: Número de especies por cuadrícula con 72 puntos de muestreo (2 hábitats) (x72) o con 24 puntos de muestreo (5 hábitats) (x24); en total (A), en primavera (B) y en otoño (C).

medios, totales y por época del año, obtenidos con los 72 puntos de muestreo son superiores a los obtenidos con 24 puntos de muestreo.

En resumen, se comprueba estadísticamente, a partir de los datos obtenidos en este trabajo para la Sierra de Guadarrama, que es preferible invertir el esfuerzo de muestreo en un mayor número de puntos, con menos hábitats por punto (aunque un tipo de hábitats concretos, MR y H), que tener un menor número de puntos de muestreo y diversificar los hábitats estudiados por punto para optimizar la eficacia al buscar un mayor número de especies.

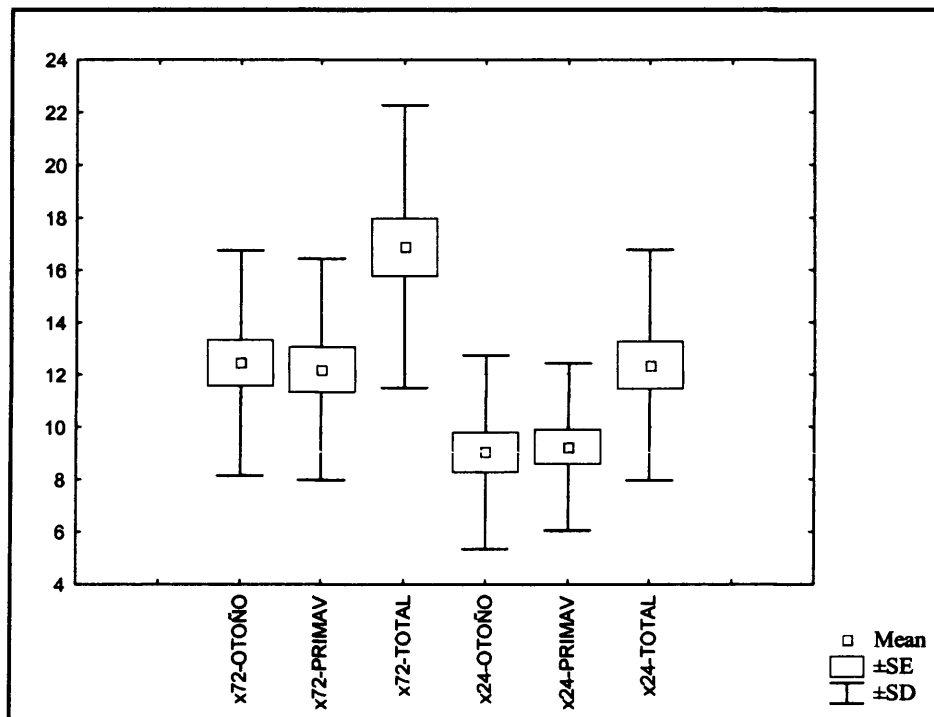


Figura 5.5.9: Media (Mean), error estándar (SE) y desviación estándar (SD) del número de especies por cuadrícula teniendo en cuenta los datos en los 72 puntos de muestreo con dos hábitats (x72) o con los 24 puntos de muestreo con cinco hábitats, en primavera, en otoño y en total.

5.5.2.1.3.- Análisis de la diversidad por época del año

La Tabla 5.5.13 muestra los valores medidos por muestra de los cuatro índices de diversidad calculados en este trabajo (número medio de especies, índice de Margalef, índice de Shannon-Weiner e índice de Simpson) por época del año. Los cuatro índices calculados presentan valores más altos en primavera que en otoño, aunque un análisis no paramétrico de *U-Mann-Whitney* indica que dichas diferencias no son significativas (valores de p : $S=0,566$; $Margalef=0,531$; $Shannon=0,510$; $Simpson=0,624$) (Tabla

Tabla 5.5.13: Índices de diversidad por época del año y en total. S = número medio de especies.

ÍNDICES	ÉPOCA DEL AÑO	
	PRIMAVERA	OTOÑO
S	3,793	3,731
Margalef	0,917	0,886
Shannon	0,833	0,807
Simpson	2,593	2,557

por punto de muestreo estudiado (Figura 5.5.11), puede descubrir ciertos patrones, de forma que por cuadrícula (Figura 5.5.11.A) hay dos zonas con menor número de especies (total y por época del año), una está en la franja sur, que recorre de este a oeste la zona de estudio, y la otra en la franja este, que recorre la zona de norte a sur. Es decir, parece que en la Sierra, propiamente dicha, hay mayor número de especies en ambas épocas del año, respecto a las zonas más bajas de la zona de estudio (Figura 5.5.11.A). Si se atiende a un nivel de detalle más bajo, por punto de muestreo (Figura 5.5.11.B), siguen apareciendo esas dos franjas con poco número de especies, la franja sur y la franja este, pero el resto de la zona pierde la homogeneidad de forma que puntos muy cercanos como el 18.3 y el 19.1 (marcados con flechas en la región central de la zona de estudio; Figura 5.5.11.B) tienen 13 y 4 especies respectivamente en primavera y 10 y 7 en otoño.

5.5.2.4.- Análisis de los índices de diversidad por hábitat y sustrato

Los análisis de *Kruskal-Wallis* ANOVA revelan que existen diferencias significativas entre los hábitats estudiados con todos los índices que se han calculado (en todos los casos $p < 0,0002$).

5.5.13 y Figura 5.5.10). En la Tabla 5.5.14 se observa como hay muy pocas especies que sólo hayan aparecido en una de las dos épocas del año, como por ejemplo, *Diphascon (Adropion) prorsirostre*, *Macrobiotus echinogenitus* o *Milnesium tetralamellatum*, y que hay más especies en otoño.

Un análisis visual del número de especies a dos escalas, por cuadrícula y

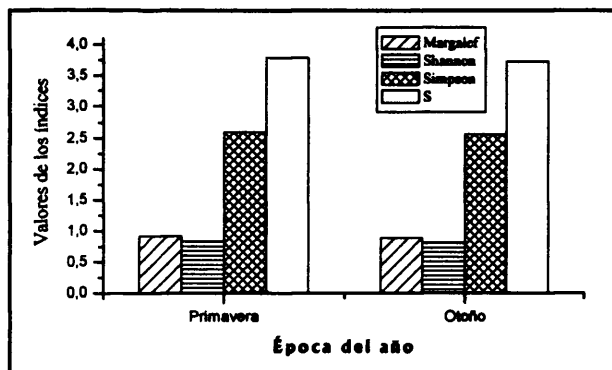


Figura 5.5.10: Representación de los índices de diversidad. Número medio de especies (S) e índices de Margalef, Shannon y Simpson por época del año.

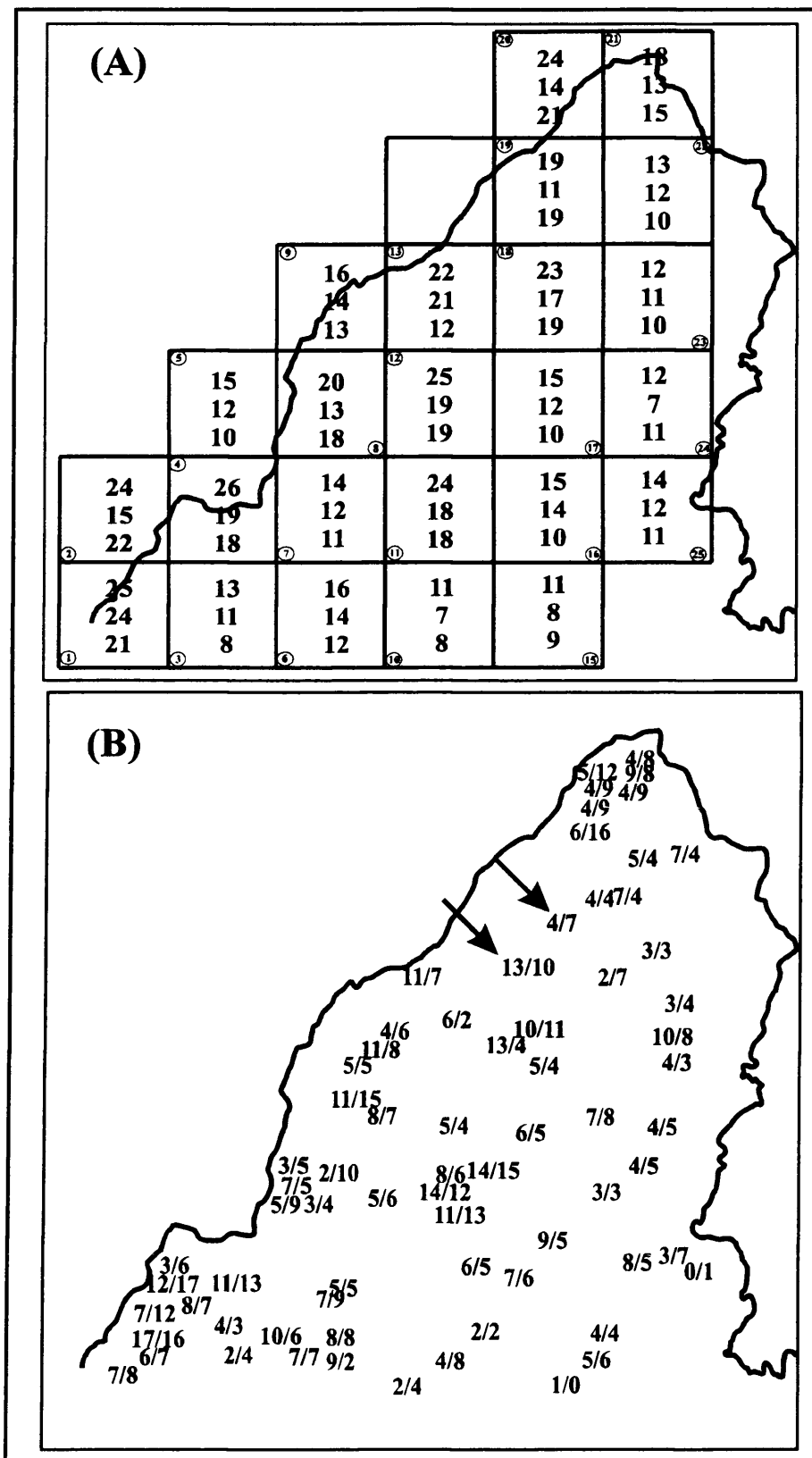


Figura 5.5.11: (A) Número de especies por cuadrícula. El primer número de cada cuadrícula indica el número de especies total por cuadrícula, el segundo es el número de especies en primavera y el tercero el número en otoño. (B) Número de especies por punto de muestreo. El primer número de cada punto de muestreo indica el número de especies en primavera y, separado por una barra el segundo número es el de especies en otoño.

Tabla 5.5.14: Listado de especies por época del año. P = primavera, O = otoño. Cuadrículas en gris = presencia de la especie.

ESPECIES	ÉPOCA DEL AÑO	
	P	O
<i>Astatumen trinacriae</i>		
<i>Diphascon (Adropion) prorsirostre</i>		
<i>Diphascon (Adropion) scoticum</i>		
<i>Diphascon (Diphascon) granifer</i>		
<i>Diphascon (Diphascon) nodulosum</i>		
<i>Diphascon (Diphascon) pingue</i>		
<i>Diphascon (Diphascon) recamieri</i>		
<i>Doryphoribius flavus</i>		
<i>Echiniscus bisetosus</i>		
<i>Echiniscus blumi</i>		
<i>Echiniscus canadensis</i>		
<i>Echiniscus mediantus</i>		
<i>Echiniscus merokensis</i>		
<i>Echiniscus trisetosus</i>		
<i>Eremobiotus alicatai</i>		
<i>Hebesuncus conjungens</i>		
<i>Hypsibius camelopardis</i>		
<i>Hypsibius convergens</i>		
<i>Hypsibius dujardini</i>		
<i>Hypsibius pallidus</i>		
<i>Isohypsibius marcellinoi</i>		
<i>Isohypsibius prosostomus</i>		
<i>Isohypsibius tetradactyloides</i>		
<i>Itaquascon placophorum</i>		
<i>Macrobiotus areolatus</i>		
<i>Macrobiotus echinogenitus</i>		
<i>Macrobiotus harmsworthi</i>		
<i>Macrobiotus hufelandi</i>		
<i>Macrobiotus hyperboreus</i>		
<i>Macrobiotus hystricogenitus</i>		
<i>Macrobiotus macrocalix</i>		
<i>Macrobiotus n.sp.</i>		
<i>Macrobiotus pallarii</i>		
<i>Macrobiotus persimilis</i>		
<i>Macrobiotus recens</i>		
<i>Macrobiotus richtersi</i>		
<i>Macrobiotus sandrae</i>		
<i>Macrobiotus terminalis</i>		
<i>Milnesium eury stomum</i>		
<i>Milnesium tardigradum</i>		
<i>Milnesium tetralamellatum</i>		
<i>Minibiotus furcatus</i>		
<i>Minibiotus gumersindoi</i>		
<i>Murrayon dianeae</i>		
<i>Platicrista angustata</i>		
<i>Pseudechiniscus facettalis</i>		
<i>Ramazzottius oberhaeuseri</i>		

En la Figura 5.5.12 se han representado las medias de los valores locales de los distintos índices en cada época del año estudiada y en total. Las tendencias en el número de especies, el índice de Margalef y el índice de Shannon son muy parecidas, no así las tendencias en el índice de Simpson (Tabla 5.5.15 y Figura 5.5.12). Se encuentra un mayor número de especies en la hojarasca (H), seguido del liquen de roca (LR), musgo de roca (MR), musgo de tronco (MT) y liquen de tronco (LT) (Figura 5.5.12.A), aunque este

Tabla 5.5.15: Valores locales medios de los índices de diversidad por hábitat y época del año. S = número de especies. H = hojarasca, MR = musgo de roca, LR = liquen de roca, MT = musgo de tronco, LT = liquen de tronco.

ÍNDICES	HÁBITATS				
	H	MR	LR	MT	LT
S-Primavera	3,985	4,063	4,292	3,083	2,053
S-Otoño	4,274	3,735	4,610	2,750	1,710
S-Total	6,230	5,370	6,080	3,540	2,680
Margalef-Primavera	1,070	0,958	0,924	0,610	0,441
Margalef-Otoño	1,108	0,867	0,946	0,689	0,334
Margalef-Total	1,088	0,910	0,935	0,646	0,385
Shannon-Primavera	0,891	0,910	0,930	0,563	0,420
Shannon-Otoño	0,924	0,845	0,942	0,590	0,315
Shannon -Total	0,907	0,876	0,936	0,547	0,365
Simpson-Primavera	2,809	2,725	2,671	1,778	1,820
Simpson -Otoño	2,988	2,625	2,457	1,935	1,528
Simpson -Total	2,897	2,666	2,567	1,829	1,666

dos a dos, mediante un análisis *U-Mann-Whitney* se observa que no todas las relaciones son significativas (Tabla 5.5.16), es decir, los valores en número de especies entre H y LR y MR y LR son muy parecidos y no son estadísticamente diferentes, siendo LT y MT los dos hábitats que presentan mayores diferencias con respecto a los otros tres tipos de hábitat. En la Tabla 5.5.17 se puede observar cómo efectivamente es en la hojarasca donde hay más especies, seguida del musgo de roca. También se puede apreciar que hay especies que están en todos los hábitats, como por ejemplo *Ramazzottius oberhaeuseri*, *Hypsibius convergens*, *Hypsibius dujardini*, *Macrobotus richtersi* y toda la serie *Echinicus blumi* - *canadensis*. Por el contrario, hay especies que sólo aparecen en un hábitat, como por ejemplo *Eremobiotus alicatai* y *Hebesuncus conjungens* que sólo están en musgo de roca, o que están en todos los hábitats excepto en uno: por ejemplo, *Milnesium eury stomum* no se ha encontrado en liquen de roca (Tabla 5.5.17).

Si se consideran las tendencias en el índice de Margalef (Tabla 5.5.15 y Figuras 5.5.12.B, C y D) se observa que son diferentes que las que aparecen en el número de especies, aunque ambos presentan sus valores máximos en H. Además, hay relaciones no significativas entre las clases de hábitat según el análisis *U-Mann-Whitney*; los valores para el índice de Margalef entre H-LR, MR-LR, MT-LT y H-MR no son estadísticamente diferentes (Tabla 5.5.12.B).

patrón sufre ligeras variaciones si sólo se atiende a lo que ocurre en cada época del año analizada: en primavera es el LR el que presenta un mayor número, la H y el MR tienen un mismo número de especies y el LT tiene menor número de especies, mientras que en otoño tan sólo varía la posición relativa de la H y del LR (Figura 5.5.12.A). Analizando las diferencias en el número de especies entre las clases de hábitat,

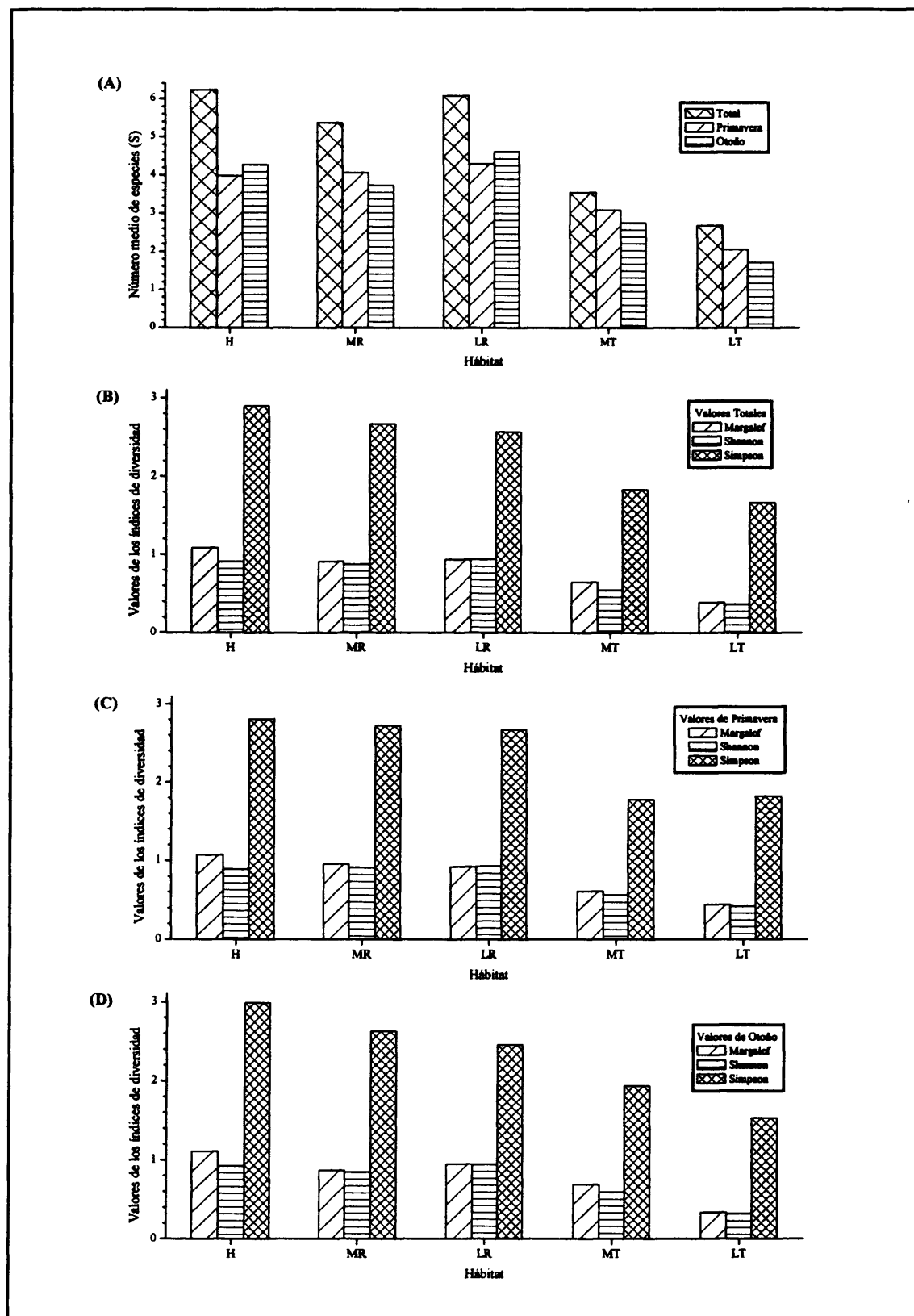


Figura 5.5.12: Representación de los índices de diversidad según los hábitats y sustratos. Número medio de especies (S) por hábitat en total y por época del año (A); índices de Margalef, de Shannon y de Simpson en total (B), en primavera (C) y en otoño (D). Abreviaturas como en la Tabla 5.5.1.

El índice de Shannon mantiene las tendencias totales en las dos épocas del año y

Tabla 5.5.16: Valores de p de los análisis de *U-Mann-Whitney* para las distintas clases de hábitats comparadas dos a dos. (A) Número de especies (S), (B) índice de Margalef, (C) índice de Shannon y (D) índice de Simpson. H = hojarasca, MR = musgo de roca, LR = líquen de roca, MT = musgo de tronco, LT = líquen de tronco. En negrita se resaltan los resultados significativos estadísticamente (nivel 0,05).

(A)	H	MR	LR	LT	MT
H		0,211	0,592	0,000	0,007
MR			0,131	0,000	0,031
LR				0,000	0,001
LT					0,238
MT					

(B)	H	MR	LR	LT	MT
H		0,003	0,056	0,000	0,000
MR			0,768	0,000	0,011
LR				0,000	0,011
LT					0,348
MT					

(C)	H	MR	LR	LT	MT
H		0,163	0,759	0,000	0,009
MR			0,325	0,000	0,044
LR				0,000	0,013
LT					0,252
MT					

(D)	H	MR	LR	LT	MT
H		0,240	0,521	0,000	0,020
MR			0,924	0,000	0,078
LR				0,000	0,091
LT					0,500
MT					

el valor del índice en MT es mayor que en LT (Tabla 5.5.15 y Figuras 5.5.12.B, C y D). En este caso hay seis relaciones entre las clases de hábitat que son significativas, las mismas que las detectadas para el número de especies; es decir, los índices para MT y LT son significativamente menores que los índices obtenidos en el resto de los hábitats (Tabla 5.5.16).

Finalmente, para el índice de Simpson el hábitat con un valor más alto es en todos los casos para H, seguido del MR, el LR, el MT y el LT, patrón que se repite tanto en primavera como en otoño (otra de las diferencias con los otros tres índices, donde hay diferencias entre las tendencias de primavera, de otoño y en total) (Tabla 5.5.15 y Figuras 5.5.12.B, C y D). No son significativas las relaciones entre H-MR, H-LR, MR-LR y MT con MR, LR y LT, y son significativamente menores los valores del LT (Tabla 5.5.16.D). Hay que resaltar que la única relación que no es significativa para ninguno de los índices es MT-LT (Tabla 5.5.16).

5.5.2.5.- Análisis de los índices de diversidad por clases de altitud

El análisis de la altitud se ha llevado a cabo creando arbitrariamente dos clasificaciones de las altitudes. Una de ellas (que se ha denominado Altitud 1) cuenta con 4 categorías, cada 500 m, que se especifican en la Tabla 5.5.18, y la otra clasificación (que se ha denominado Altitud 2) tiene 8 categorías cuyas clases de altitud, cada 200 m, se especifican en la misma Tabla. En la Figura 5.5.13.A se puede observar que en la classifica-

Tabla 5.5.17: Listado de especies por hábitat y sustrato. H = hojarasca, MR = musgo de roca, MT = musgo de tronco, LR = liquen de roca, LT = liquen de tronco. Cuadrículas en gris = presencia de la especie.

ESPECIES	HABITAT - SUSTRATO				
	H	MR	MT	LR	LT
<i>Astatumen trinacriae</i>					
<i>Diphascon (Adropion) prorsirostre</i>					
<i>Diphascon (Adropion) scoticum</i>					
<i>Diphascon (Diphascon) granifer</i>					
<i>Diphascon (Diphascon) nodulosum</i>					
<i>Diphascon (Diphascon) pingue</i>					
<i>Diphascon (Diphascon) recamieri</i>					
<i>Doryphoribius flavus</i>					
<i>Echiniscus bisetosus</i>					
<i>Echiniscus blumi</i>					
<i>Echiniscus canadensis</i>					
<i>Echiniscus mediantus</i>					
<i>Echiniscus merokensis</i>					
<i>Echiniscus trisetosus</i>					
<i>Eremobiotus alicatai</i>					
<i>Hebesuncus conjungens</i>					
<i>Hypsibius camelopardis</i>					
<i>Hypsibius convergens</i>					
<i>Hypsibius dujardini</i>					
<i>Hypsibius pallidus</i>					
<i>Isohypsibius marcellinoi</i>					
<i>Isohypsibius prosostomus</i>					
<i>Isohypsibius tetradactyloides</i>					
<i>Itaquascon placophorum</i>					
<i>Macrobiotus areolatus</i>					
<i>Macrobiotus echinogenitus</i>					
<i>Macrobiotus harmsworthi</i>					
<i>Macrobiotus hufelandi</i>					
<i>Macrobiotus hyperboreus</i>					
<i>Macrobiotus hystricogenitus</i>					
<i>Macrobiotus macrocalix</i>					
<i>Macrobiotus n.sp.</i>					
<i>Macrobiotus pallarii</i>					
<i>Macrobiotus persimilis</i>					
<i>Macrobiotus recens</i>					
<i>Macrobiotus richtersi</i>					
<i>Macrobiotus sandrae</i>					
<i>Macrobiotus terminalis</i>					
<i>Milnesium eurytostomum</i>					
<i>Milnesium tardigradum</i>					
<i>Milnesium tetralamellatum</i>					
<i>Minibiotus furcatus</i>					
<i>Minibiotus gumersindoi</i>					
<i>Murrayon dianeae</i>					
<i>Platicrista angustata</i>					
<i>Pseudechiniscus facettalis</i>					
<i>Ramazzottius oberhaeuseri</i>					

ción Altitud 1 hay un máximo en el número de especies en la clase 2 (1.001-1.500 m), alcanzando el mínimo en la clase 3 (1.501-2.000 m). El número de especies por cada una de las clases de Altitud 2 se ha representado en la Figura 5.5.13.B, donde se puede apreciar que el número de especies alcanza el valor máximo en las clase 5 (1.401-1.600, respectivamente), disminuyendo el valor tanto al aumentar como al disminuir la altitud, aunque en ambas direcciones se vuelven a alcanzar máximos, aunque de menor valor

que en el intervalo de altitud 1.400-1.600 m (Tabla 5.5.18 y Figura 5.5.13.B). En las Tabla 5.5.19 y 5.5.20 se observan las altitudes a las que aparecen las distintas especies, y se puede ver como hay especies que aparecen en todo el espectro estudiado, por ejemplo, *Milnesium tardigradum* o

Hypsibius convergens. Sin embargo hay especies que sólo se han encontrado en intervalos de altitud muy restringidos; por ejemplo, *Macrobiotus tenuis* está en zonas muy bajas o *Hebesuncus conjungens* en zonas medias-altas (Tablas 5.5.19 y 5.5.20). También se puede observar que, efectivamente, las zonas de altitudes medias (clases 2 y 3 en Altitud

Tabla 5.5.18: Clases de altitud 1 y 2, códigos para cada una de las clases de intervalos, intervalos de los mismos en metros, y valores del número de especies (S), e índices de Margalef, de Shannon y de Simpson.

ALTITUD 1	INTERVALOS	S	Margalef	Shannon	Simpson
1	600-1000	4,83	1,00	3,20	1,11
2	1001-1500	5,69	1,17	2,86	1,17
3	1501-2000	4,79	0,96	3,00	1,10
4	2001-2500	5,0	1,17	2,92	1,0

ALTITUD 2	INTERVALOS	S	Margalef	Shannon	Simpson
1	600-800	3,67	0,81	2,10	0,80
2	801-1000	5,02	1,04	3,38	1,16
3	1001-1200	5,81	1,12	2,91	1,28
4	1201-1400	4,96	0,97	2,81	1,13
5	1401-1600	6,88	1,25	3,46	1,41
6	1601-1800	2,50	0,61	2,22	0,58
7	1801-2000	3,25	0,68	1,85	0,83
8	2001-2300	5,0	1,17	2,92	1,0

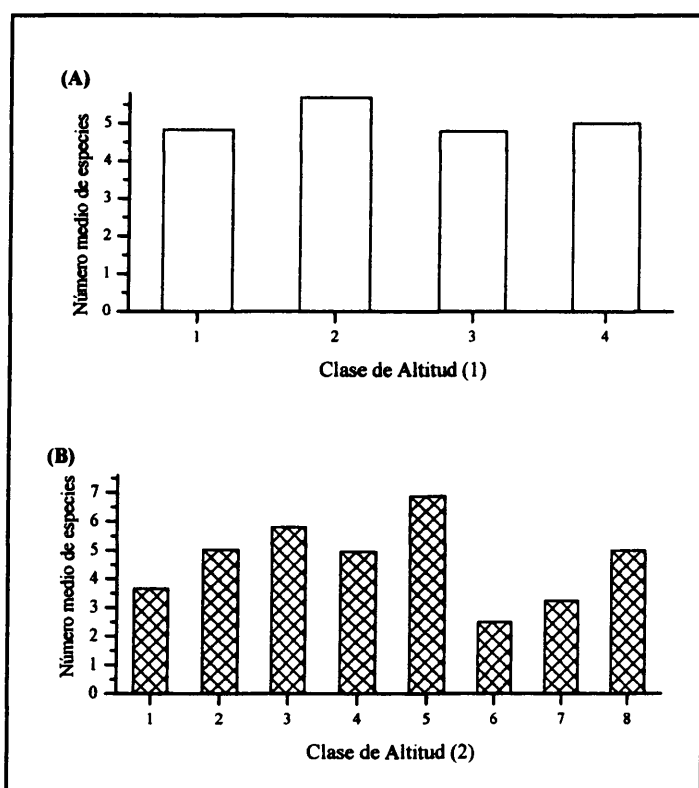


Figura 5.5.13: Número medio de especies frente a la categorización de Altitud 1 (A) y de Altitud 2 (B).

1, y clases 3 a 6 en Altitud 2) son las que a caparan el mayor número de especies (Tablas 5.5.19 y 5.5.20).

Por otro lado, los valores del índice de Margalef presentan un máximo, como en el número de especies, en el intervalo 1.400-1.600 m (Tabla 5.5.18 y Figura 5.5.14). Lo mismo pasa con el índice de Shannon, que además tiene otro máximo entre los 800 y los 1.000 m, y con el de Simpson, que presenta otro máximo entre los 1.000 y los 1.200 m (Tabla 5.5.18 y Figura 5.5.14). Los

cuatro índices tienen un patrón muy similar, tanto en las clases de Altitud 1 como en la 2, presentando un valor máximo entre los 1.400 y los 1.600 m, y otros dos máximos, de menor valor, entre los 800-1.000 m, o entre los 1.100-1.200 m, y entre los 2.000-2.300 m (Figura 5.5.14).

Tabla 5.5.19: Listado de especies por clases de Altitud 1. 1=600-1.000 m, 2=1.001-1.500 m, 3=1501-2.000 m y 4=2.001-2.500 m. Cuadrículas en gris = presencia de la especie.

ESPECIES	ALTITUD 1			
	1	2	3	4
<i>Astatumen trinacriae</i>				
<i>Diphascon (Adopion) prorsirostre</i>				
<i>Diphascon (Adopion) scoticum</i>				
<i>Diphascon (Diphascon) granifer</i>				
<i>Diphascon (Diphascon) nodulosum</i>				
<i>Diphascon (Diphascon) pingue</i>				
<i>Diphascon (Diphascon) recamieri</i>				
<i>Doryphoribius flavus</i>				
<i>Echiniscus bisetosus</i>				
<i>Echiniscus blumi</i>				
<i>Echiniscus canadensis</i>				
<i>Echiniscus mediantus</i>				
<i>Echiniscus merokensis</i>				
<i>Echiniscus trisetosus</i>				
<i>Eremobiotus alicatai</i>				
<i>Hebesuncus conjungens</i>				
<i>Hypsibius camelopardis</i>				
<i>Hypsibius convergens</i>				
<i>Hypsibius dujardini</i>				
<i>Hypsibius pallidus</i>				
<i>Isohypsibius marcellinoi</i>				
<i>Isohypsibius prosostomus</i>				
<i>Isohypsibius tetradactyloides</i>				
<i>Itaquascon placophorum</i>				
<i>Macrobiotus areolatus</i>				
<i>Macrobiotus echinogenitus</i>				
<i>Macrobiotus harmsworthi</i>				
<i>Macrobiotus hufelandi</i>				
<i>Macrobiotus hyperboreus</i>				
<i>Macrobiotus hystricogenitus</i>				
<i>Macrobiotus macrocalix</i>				
<i>Macrobiotus n.sp.</i>				
<i>Macrobiotus pallarii</i>				
<i>Macrobiotus persimilis</i>				
<i>Macrobiotus recens</i>				
<i>Macrobiotus richtersi</i>				
<i>Macrobiotus sandrae</i>				
<i>Macrobiotus terminalis</i>				
<i>Milnesium eury stomum</i>				
<i>Milnesium tardigradum</i>				
<i>Milnesium tetralamellatum</i>				
<i>Minibiotus furcatus</i>				
<i>Minibiotus gumersindoi</i>				

Tabla 5.5.20: Listado de especies por clases de Altitud 2. 1=600-800 m, 2=801-1.000 m, 3=1.001-1200 m, 4=1.201-1.400, 5=1.401-1.600 m, 6=1.601-1.800 m, 7=1.801-2.000 m y 8=2.001-2.300 m. Cuadrículas en gris = presencia de la especie.

ESPECIES	ALTITUD 2							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Astatumen trinacriae</i>								
<i>Diphascon (Adropion) prorsirostre</i>								
<i>Diphascon (Adropion) scoticum</i>								
<i>Diphascon (Diphascon) granifer</i>								
<i>Diphascon (Diphascon) nodulosum</i>								
<i>Diphascon (Diphascon) pingue</i>								
<i>Diphascon (Diphascon) recamieri</i>								
<i>Doryphoribius flavus</i>								
<i>Echiniscus bisetosus</i>								
<i>Echiniscus blumi</i>								
<i>Echiniscus canadensis</i>								
<i>Echiniscus mediantus</i>								
<i>Echiniscus merokensis</i>								
<i>Echiniscus trisetosus</i>								
<i>Eremobiotus alicatai</i>								
<i>Hebesuncus conjungens</i>								
<i>Hypsibius camelopardis</i>								
<i>Hypsibius convergens</i>								
<i>Hypsibius dujardini</i>								
<i>Hypsibius pallidus</i>								
<i>Isohypsibius marcellinoi</i>								
<i>Isohypsibius prosostomus</i>								
<i>Isohypsibius tetradactyloides</i>								
<i>Itaquascon placophorum</i>								
<i>Macrobiotus areolatus</i>								
<i>Macrobiotus echinogenitus</i>								
<i>Macrobiotus harmsworthi</i>								
<i>Macrobiotus hufelandi</i>								
<i>Macrobiotus hyperboreus</i>								
<i>Macrobiotus hystricogenitus</i>								
<i>Macrobiotus macrocalix</i>								
<i>Macrobiotus n.sp.</i>								
<i>Macrobiotus pallarii</i>								
<i>Macrobiotus persimilis</i>								
<i>Macrobiotus recens</i>								
<i>Macrobiotus richtersi</i>								
<i>Macrobiotus sandrae</i>								
<i>Macrobiotus terminalis</i>								
<i>Milnesium eurytostomum</i>								
<i>Milnesium tardigradum</i>								
<i>Milnesium tetralamellatum</i>								
<i>Minibiotus furcatus</i>								
<i>Minibiotus gumersindoi</i>								
<i>Murrayon dianeae</i>								
<i>Platicrista angustata</i>								
<i>Pseudechiniscus facettalis</i>								
<i>Ramazzottius oberhaeuseri</i>								

Los análisis no paramétricos de *Kruskal-Wallis* ANOVA han sido significativos para los cuatro índices de diversidad en ambas clasificaciones de la altitud, excepto para el índice de Simpson en las clases de Altitud 2 (valores de p : S-Altitud 1 = 0,0005; Margalef-Altitud 1 = 0,0001; Shannon-Altitud 1 = 0,0008; Simpson-Altitud 1 = 0,013; S-Altitud 2 = 0,018; Margalef Altitud 2 = 0,0004; Shannon Altitud 2 = 0,005; Simpson Altitud 2 = 0,056). Al realizar el análisis *U-Mann-Whitney* entre los índices y las clases de los dos

tipos de clasificaciones de altitudes, se obtienen los valores de significación que se exponen en la Tabla 5.5.21. Estos valores de significación respaldan parcialmente el patrón antes mencionado, con un pico de valores máximos en altitudes intermedias, que descienden tanto si se aumenta como si se disminuye la altitud, y que, en ambas, direcciones vuelve a tomar valores máximos, aunque de menor valor que el anterior (Tabla 5.5.18 y 5.5.21 y Figuras 5.5.13 y 5.5.14). Sin embargo, lo que más apoyan estos resultados estadísticos es la existencia de una zona de valores menores para los índices en las zonas más bajas del estudio respecto a la región de valores máximos en las altitudes intermedias (Tabla 5.5.21).

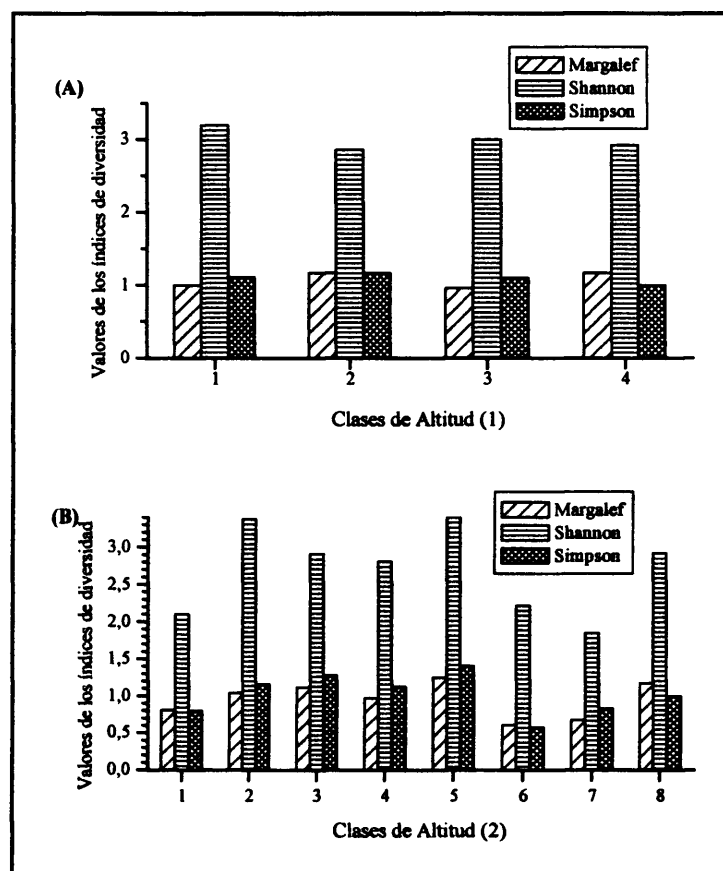


Figura 5.5.14: Representación de los índices de diversidad en las clases de altitud, frente a la categorización de Altitud 1 (A) y a la categorización de Altitud 2 (B).

Tabla 5.5.21: Valores de p de los análisis de *U-Mann-Whitney* para las distintas clases de altitudes comparadas dos a dos. (A) Número medio de especies con Clase de Altitud 1, (B) índice de Margalef con Clase de Altitud 1, (C) índice de Shannon con Clase de Altitud 1, (D) índice de Simpson con Clase de Altitud 1, (E) número medio de especies con Clase de Altitud 2, (F) índice de Margalef con Clase de Altitud 2, (G) índice de Shannon con Clase de Altitud 2 y (H) índice de Simpson con Clase de Altitud 2. Para las clases de altitud ver Tabla 5.5.18. En negrita las relaciones estadísticamente significativas.

(A)

	1	2	3	4
1				
2	0,000			
3	0,023	0,923		
4	0,361	0,509	0,559	

(B)

	1	2	3	4
1				
2	0,000			
3	0,035	0,803		
4	0,029	0,447	0,288	

(C)

	1	2	3	4
1				
2	0,000			
3	0,024	0,740		
4	0,229	0,800	0,595	

(D)

	1	2	3	4
1				
2	0,002			
3	0,096	0,982		
4	0,149	0,695	0,832	

Tabla 5.5.21 (Continuación)

(E)

	1	2	3	4	5	6	7	8
1								
2	0,051							
3	0,001	0,004						
4	0,003	0,004	0,577					
5	0,002	0,001	0,484	0,866				
6	0,025	0,101	0,419	0,596	0,687			
7	0,217	0,690	0,470	0,393	0,325	0,312		
8	0,076	0,480	0,602	0,393	0,420	0,564	0,773	

(F)

	1	2	3	4	5	6	7	8
1								
2	0,100							
3	0,002	0,004						
4	0,002	0,010	0,346					
5	0,001	0,014	0,118	0,531				
6	0,031	0,098	0,545	0,556	0,893			
7	0,280	0,854	0,625	0,724	0,325	0,386		
8	0,025	0,037	0,302	0,616	0,964	0,248	0,386	

(G)

	1	2	3	4	5	6	7	8
1								
2	0,288							
3	0,015	0,007						
4	0,015	0,059	0,622					
5	0,009	0,002	0,209	0,523				
6	0,045	0,089	0,238	0,289	0,788			
7	0,165	0,326	0,983	0,906	0,531	0,386		
8	0,143	0,269	0,941	0,724	0,531	0,773	0,564	

(H)

	1	2	3	4	5	6	7	8
1								
2	0,844							
3	0,156	0,023						
4	0,281	0,006	1,000					
5	0,056	0,003	0,113	0,166				
6	0,165	0,220	0,588	0,517	0,591			
7	0,355	0,283	0,890	0,768	0,474	1,000		
8	0,190	0,158	0,580	0,596	0,654	0,248	1,000	

5.5.1.6.- Análisis de los índices de diversidad por tipo de vegetación

Los tipos o clases de vegetación que se han utilizado en este análisis se han determinado a partir de la leyenda de vegetación del mapa que se utilizó para diseñar el muestreo (Mapa 1:100.000 de la Comunidad de Madrid, Hoja 1-Colmenar Viejo, por la Consejería de Política Territorial) y, por tanto, la fuente de la que se seleccionaron los lugares a muestrear. En la Tabla 5.5.1 y en la Figura 5.5.1 se han enumerado y descrito cada uno de esos tipos o clases. La secuencia de mayor a menor número de especies por tipo de vegetación se puede ver en la Tabla 5.5.22 y la Figura 5.5.15, donde se aprecia que los de mayor diversidad específica son los bosques de acebos y robles, los robledales, los jarales y las dehesas. Los tipos de vegetación con menor número medio de especies son las zonas

con vegetación de ribera, pinares de *Pinus pinea* y de *Pinus nigra* y las zonas de afloramientos rocosos (Tabla 5.5.22 y Figura 5.5.15.A). En cuanto a las especies, las hay que están presentes en casi todos los tipos de vegetación estudiados, como por ejemplo, *Ramazzottius oberhaeuseri*, *Hypsibius convergens*, *Macrobiotus richtersi* o *Hypsibius dujardini* (Tabla 5.5.23), pero también hay especies que aparecen en un sólo tipo de vegetación, por ejemplo, *Diphascon nodulosum* sólo se ha encontrado en pinares de *Pinus sylvestris*, o *Macrobiotus hystricogenitus* que sólo se ha hallado en zonas con matorral xerófilo (Tabla 5.5.23).

La secuencia de mayor a menor valor del índice de Margalef es parecida a la del número medio de especies (Tabla 5.5.22 y Figura 5.5.15.B), siendo los bosques de robles y acebos, las dehesas y los jarales los de mayores valores. Los tipos de vegetación con menores valores del índice de Margalef son: los pinares de *Pinus pinea* y los de *Pinus nigra*, las zonas con matorral xerófilo y las zonas con robles y encinas (Tabla 5.5.22 y Figura 5.5.15.B).

Tabla 5.5.22: Índices de diversidad por tipo de vegetación. ID = número de identificación de los tipos de vegetación que se corresponde con los números y descripciones de la Tabla 5.5.1. S = número de especies.

ID	S	Margalef	Shannon	Simpson
1	3,778	0,860	0,784	2,209
2	5,556	1,343	1,165	3,515
4	7,000	1,351	1,206	3,615
5	7,870	1,626	1,361	3,675
7	6,500	1,605	1,289	4,733
9	7,000	1,559	1,309	3,444
10	5,000	1,060	0,973	2,786
11	2,000	0,417	0,497	1,948
12	3,917	0,875	0,908	2,286
13	4,688	0,953	0,896	2,730
14	6,000	1,210	1,043	2,717
15	6,000	1,286	1,490	3,983
17	4,667	1,232	1,117	2,984

Tabla 5.5.23: Listado de especies por tipos de vegetación. Correspondencia con los códigos numéricos en la Tabla 5.5.1. Cuadrículas en gris = presencia de la especie.

ESPECIES	TIPOS DE VEGETACIÓN															
	1	2	4	5	7	9	10	11	12	13	14	15	17			
<i>Astatumen trinacriae</i>																
<i>Diphascon (Adropion) prorsirostre</i>																
<i>Diphascon (Adropion) scoticum</i>																
<i>Diphascon (Diphascon) granifer</i>																
<i>Diphascon (Diphascon) nodulosum</i>																
<i>Diphascon (Diphascon) pingue</i>																
<i>Diphascon (Diphascon) recamieri</i>																
<i>Doryphoribius flavus</i>																
<i>Echiniscus bisetosus</i>																
<i>Echiniscus blumi</i>																
<i>Echiniscus canadensis</i>																
<i>Echiniscus mediantus</i>																
<i>Echiniscus merokensis</i>																
<i>Echiniscus trisetosus</i>																
<i>Eremobiotus alicatai</i>																
<i>Hebesuncus conjungens</i>																
<i>Hypsibius camelopardis</i>																
<i>Hypsibius convergens</i>																
<i>Hypsibius dujardini</i>																
<i>Hypsibius pallidus</i>																
<i>Isohypsibius marcellinoi</i>																
<i>Isohypsibius prosostomus</i>																
<i>Isohypsibius tetradactyloides</i>																
<i>Itaquadon placophorum</i>																
<i>Macrobiotus areolatus</i>																
<i>Macrobiotus echinogenitus</i>																
<i>Macrobiotus harmsworthi</i>																
<i>Macrobiotus hufelandi</i>																
<i>Macrobiotus hyperboreus</i>																
<i>Macrobiotus hystericogenitus</i>																
<i>Macrobiotus macrocalix</i>																
<i>Macrobiotus n.sp.</i>																
<i>Macrobiotus pallarii</i>																
<i>Macrobiotus persimilis</i>																
<i>Macrobiotus recens</i>																
<i>Macrobiotus richtersi</i>																
<i>Macrobiotus sandrae</i>																
<i>Macrobiotus terminalis</i>																
<i>Milnesium eurytostomum</i>																
<i>Milnesium tardigradum</i>																
<i>Milnesium tetralamellatum</i>																
<i>Minibiotus furcatus</i>																
<i>Minibiotus gumersindoi</i>																
<i>Murrayon dianeae</i>																
<i>Platicrista angustata</i>																
<i>Pseudechiniscus facettalis</i>																
<i>Ramazzottius oberhaeuseri</i>																

El orden de los valores del índice de Shannon en los tipos de vegetación cambia ligeramente. Los de mayor valor son los bosques de robles y acebos, las dehesas, los jarales y las zonas con *Juniperus communis* (Tabla 5.5.22 y Figura 5.5.15.C). Las clases de vegetación con menores valores del índice de Shannon son los pinares de *Pinus pinea* y de *Pinus nigra*, y, de nuevo, las zonas con mezcla de encinas y robles (Tabla 5.5.22 y Figura 5.5.15.C).

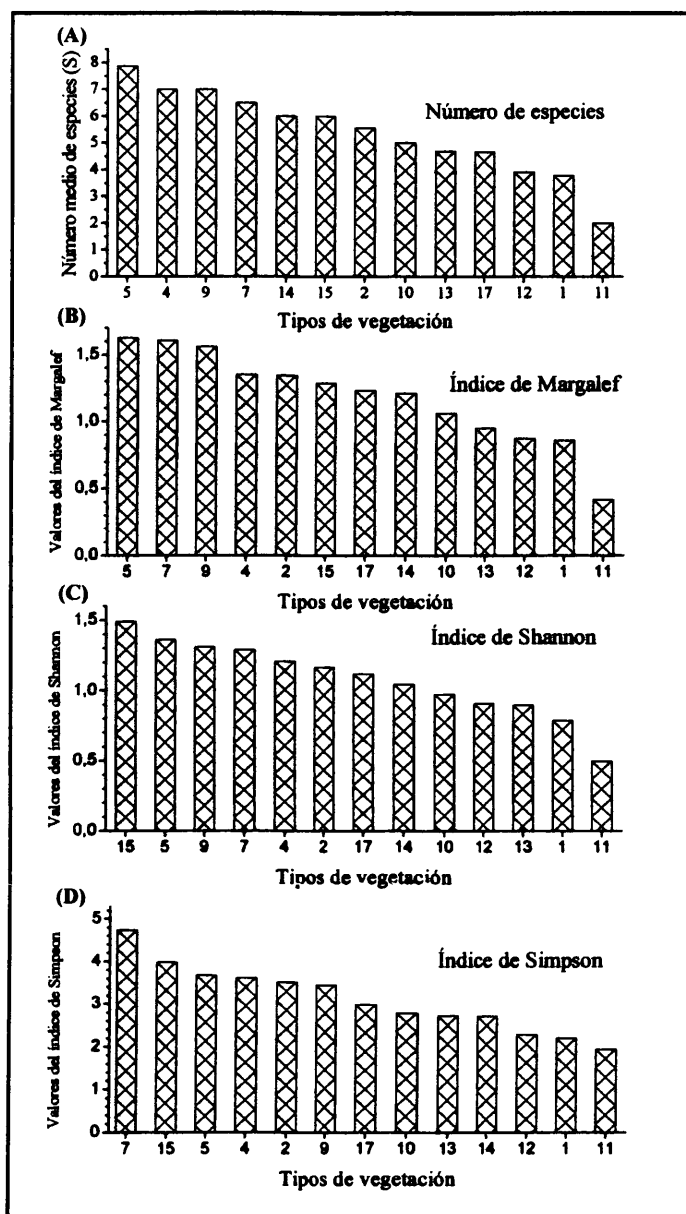


Figura 5.5.15: Representación de los índices de diversidad en los tipos de vegetación. (A) Número medio de especies, (B) índice de Margalef, (C) índice de Shannon y (D) índice de Simpson. Códigos en la Tabla 5.5.1.

Al analizar el índice de Simpson, se observa que los valores más altos de este índice están en las localidades con *Juniperus communis*, en los bosques con robles y acebos y en las dehesas y los valores más bajos están en los pinares de *Pinus pinea* y de *Pinus nigra* y en la vegetación de ribera (Tabla 5.5.22 y Figura 5.5.15.D).

Tanto el índice de Margalef como el número medio de especies mostraron diferencias ($p=0,015$ y $p=0,007$, respectivamente) en los análisis de *Kruskal-Wallis* ANOVA efectuados sobre los cuatro índices de diversidad y los tipos de vegetación. Por ello, se han efectuado análisis *U-Mann-Whitney* entre estos índices y las distintas clases de vegetación dos a dos, cuyos resultados, los valores de p , se presentan en la Tabla 5.5.24. Algunas de las clases de vegetación significativamente distinta del resto son: los robledales, las dehesas, los pinares de *Pinus pinea* y de *Pinus sylvestris* y los lugares con *Juniperus communis* (Tabla 5.5.24).

Tabla 5.5.24: Valores de p de los análisis de *U-Mann-Whitney* para el índice de Margalef y las distintos tipos de vegetación comparados dos a dos. Los números se corresponden a los tipos de vegetación especificados en la Tabla 5.5.1. En negrita las relaciones estadísticamente significativas (nive 0,05).

(A)

	1	2	4	5	7	9	10	11	12	13	14	15	17
1		0,021	0,0002	0,491	0,073	0,747	0,499	0,073	0,125	0,362	0,023	0,499	0,574
2			0,028	0,882	0,427	0,063	0,215	0,836	0,761	0,437	0,791	0,023	0,342
4				0,537	0,002	0,001	0,009	0,174	0,449	0,042	0,09	0,002	0,051
5					0,777	0,622	0,649	0,943	1,00	0,748	0,879	0,437	0,773
7						0,185	0,472	0,389	0,428	0,727	0,267	0,043	0,585
9							0,656	0,125	0,115	0,447	0,051	0,280	0,710
10								0,328	0,368	0,754	0,209	0,269	0,959
11									0,914	0,547	1,00	0,068	0,318
12										0,390	0,939	0,07	0,240
13											0,409	0,189	0,746
14												0,025	0,226
15													0,289

(B)

	1	2	4	5	7	9	10	11	12	13	14	15	17
1		0,0098	0,002	0,216	0,150	0,799	0,942	0,098	0,207	0,350	0,009	0,379	0,217
2			0,231	0,658	0,132	0,036	0,033	0,797	0,863	0,726	0,599	0,014	0,837
4				1,00	0,008	0,005	0,01	0,256	0,548	0,360	0,464	0,006	0,339
5					0,345	0,249	0,339	0,571	0,643	0,522	0,726	0,155	0,563
7						0,130	0,243	0,469	0,576	0,527	0,090	0,133	0,506
9							0,980	0,093	0,100	0,425	0,017	0,642	0,115
10								0,211	0,232	0,349	0,028	0,671	0,271
11									0,830	0,914	0,598	0,045	0,888
12										0,739	0,765	0,08	0,643
13											0,785	0,317	1,00
14												0,007	0,920
15													0,218

5.5.1.7.- Análisis de la diversidad en los musgos

Los géneros y especies de musgo que se han encontrado en este estudio se facilitan en la Tabla 5.5.1, donde también está el código que le corresponde a cada uno de ellos. Las especies de musgo con mayor número medio de especies de tardígrado son *Rosulabrium capillare*, *Grimmia laevigata*, *Hedwigia stellata*, *Homalothecium sericeum*, *Orthotricum rupestre* e *Hypnum cupressiforme* junto a *Orthotricum rupestre* y las que tienen menor número son, *Ceratodon purpureus*, *Racomitrum affine*, *Tortulla ruralis* y *Grimmia laevigata* cuando aparece junto a *Racomitrum affine* (Tabla 5.5.25 y

Figura 5.5.16.A). Los mayores valores del índice de Margalef coinciden con los del número de especies, en parte, presentando la secuencia: *Hedwigia stellata*, *Homalothecium sericeum*, *Hypnum cupressiforme* junto a *Orthotricum rupestre* y *Rosulabryum capillare* (Tabla 5.5.25 y Figura 5.5.16.B). Los de menor valor en el índice son *Racomitrum affine*, al igual que en el número de especies, *Tortula ruralis* y la asociación de *Grimmia laevigata* con *Racomitrum affine* (Tabla 5.5.25 y Figura 5.5.16.A y B). Las especies de musgo con mayores valores del índice de Shannon son: *Hedwigia stellata*, *Homalothecium sericeum*, *Hypnum cupressiforme* junto a *Orthotricum rupestre* y junto a *Ceratodon purpureus* y los de menor valor en *Tortula ruralis* (Tabla 5.5.25 y Figura 5.5.16.C). Finalmente, los musgos con valores más altos en el

índice de Simpson son la asociación de *Grimmia laevigata* + *Ceratodon purpureus*, *Hedwigia stellata* y *Grimmia pulvinata* + *Homalothecium sericeum* + *Orthotricum rupestre* y los valores más bajos están en las especies de musgo *Grimmia laevigata* + *Racomitrum affine*, *Racomitrum affine* y *Tortula ruralis* (Tabla 5.5.25 y Figura 5.5.16.D).

Se puede resaltar que en el número medio de especies de tardígrados, en el índice de Margalef y en el de Shannon, coinciden algunas de las especies con mayores valores (por ejemplo, *Racomitrum heterostrichum*) y los de menor valor suelen ser los mismos, sobre todo las especies de musgo que han aparecido a sociadas a otros musgos (Tabla 5.5.25 y Figura 5.5.16.A, B y C). Además, si se observa la Figura 5.5.16 se puede advertir que en las figuras del índice de Margalef y en el de Shannon las diferencias entre los valores de los índices en las especies de musgo son pequeñas, mientras que en el número de especies y, sobre todo, en el índice de Simpson dichas diferencias son más acusadas, habiendo un bajo número de especies de musgo con elevados valores de estos

Tabla 5.5.25: Índices de diversidad por especie de musgo. ID = número de identificación de las especies de musgo que se corresponde con los números y descripciones de la Tabla 5.5.1. S = número de especies.

ID	S	Margalef	Shannon	Simpson
1	4,500	0,776	0,628	1,884
2	7,000	1,249	1,045	1,843
3	3,667	0,852	0,805	2,306
4	2,000	1,177	0,665	2,500
5	3,000	1,116	1,011	3,750
6	6,083	1,110	1,147	2,811
7	4,833	0,975	0,995	2,532
8	5,600	1,034	1,105	2,869
9	6,000	1,495	1,214	3,092
10	11,000	2,161	1,857	6,018
11	7,667	1,748	1,342	3,551
12	5,500	1,186	1,129	2,923
14	6,667	1,303	1,222	2,716
15	4,500	0,772	0,807	2,480
16	6,000	1,082	1,254	3,227
17	5,000	0,918	1,287	3,315
18	4,000	1,052	0,849	2,209
19	1,000	0,000	0,000	1,000
20	4,625	1,027	1,045	2,934
21	3,667	0,859	0,754	1,787
22	2,400	0,685	0,527	2,623
78	8,000	1,559	1,327	2,967
79	1,000	0,000	0,000	1,000
80	4,000	1,674	1,330	7,500
81	5,000	1,516	1,470	5,056

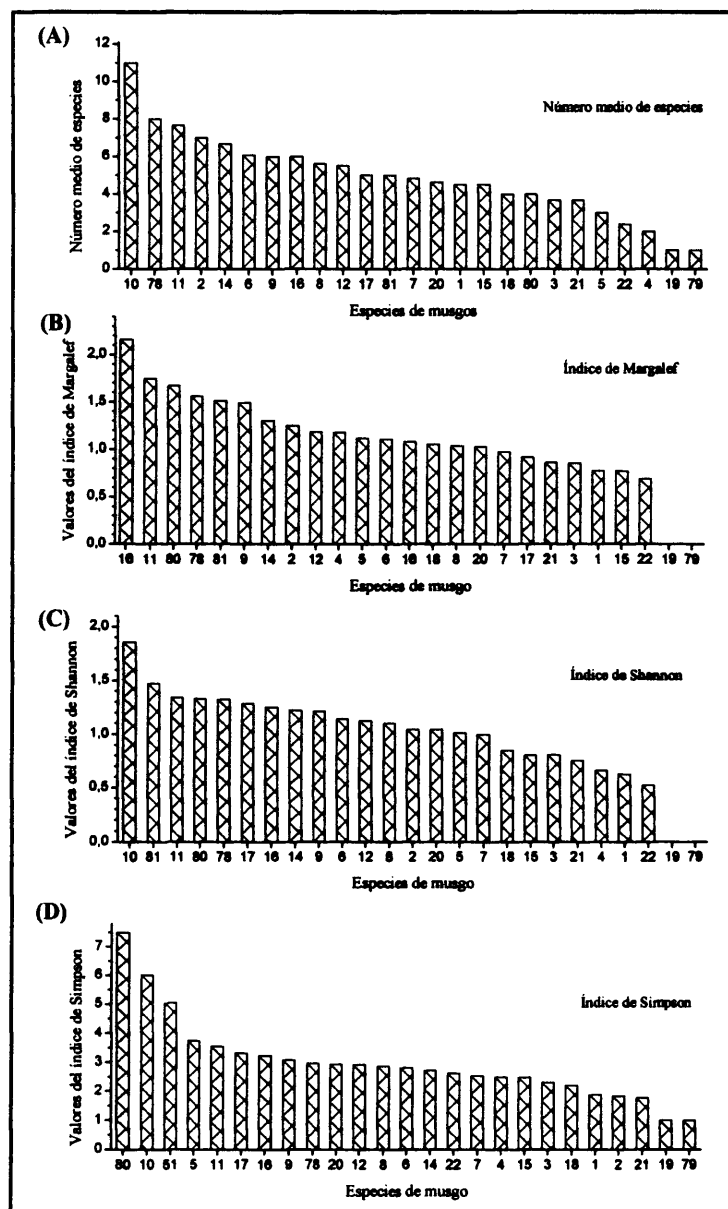


Figura 5.5.16: Representación de los índices de diversidad por las especies de musgo. (A) Número de especies, (B) índice de Margalef, (C) índice de Shannon y (D) índice de Simpson. Códigos en la Tabla 5.5.1.

dos índices y muchas especies de musgo con valores bajos para los mismos. En el caso del número de especies (S) esto mismo también se puede apreciar en la Tabla 5.5.26, donde además se indica cómo hay algunas especies que están en una mayoría de musgos, por ejemplo *Echiniscus trisetosus*, *Macrobiotus terminalis* o *Ramazzottius oberhaeuseri*, mientras que otros tardígrados aparecen en sólo un musgo, por ejemplo *Murra-
yon dianeae* que se ha encontrado únicamente en *Hypnum cupressiforme*.

Los análisis estadísticos no paramétricos entre los cuatro índices y las especies de musgo, hechos con el análisis de *Kruskal-Wallis* ANO-

VA, no revelan niveles de significación para ningún índice ($p > 0,05$).

A continuación se estudia un nivel taxonómico superior de los musgos, sus géneros, para determinar si hay más especificidad con los índices de diversidad de tardígrados estudiados en la Sierra.

Tabla 5.5.26: Listado de especies de tardígrados por especie de musgo. Correspondencia con los códigos numéricos en la Tabla 5.5.1. Cuadrículas en gris = presencia de la especie.

ESPECIES	ESPECIES DE MUSGO																							
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	78	79
<i>Astatumen trinacriae</i>																								
<i>Diphascon (Adropion) prorsirostre</i>																								
<i>Diphascon (Adropion) scoticum</i>																								
<i>Diphascon (Diphascon) granifer</i>																								
<i>Diphascon (Diphascon) nodulosum</i>																								
<i>Diphascon (Diphascon) pingue</i>																								
<i>Diphascon (Diphascon) recamieri</i>																								
<i>Doryphoribius flavus</i>																								
<i>Echiniscus bisetosus</i>																								
<i>Echiniscus blumi</i>																								
<i>Echiniscus canadensis</i>																								
<i>Echiniscus mediantus</i>																								
<i>Echiniscus merokensis</i>																								
<i>Echiniscus trisetosus</i>																								
<i>Eremobiotus alicatai</i>																								
<i>Hebesuncus conjungens</i>																								
<i>Hypsibius camelopardis</i>																								
<i>Hypsibius convergens</i>																								
<i>Hypsibius dujardini</i>																								
<i>Hypsibius pallidus</i>																								
<i>Isohypsibius marcellinoi</i>																								
<i>Isohypsibius prosostomus</i>																								
<i>Isohypsibius tetradactyloides</i>																								
<i>Itaquascon placophorum</i>																								
<i>Macrobiotus areolatus</i>																								
<i>Macrobiotus echinogenitus</i>																								
<i>Macrobiotus harmsworthi</i>																								
<i>Macrobiotus hufelandi</i>																								
<i>Macrobiotus hyperboreus</i>																								
<i>Macrobiotus hystricogenitus</i>																								
<i>Macrobiotus macrocalix</i>																								
<i>Macrobiotus n.sp.</i>																								
<i>Macrobiotus pallarii</i>																								
<i>Macrobiotus persimilis</i>																								
<i>Macrobiotus recens</i>																								
<i>Macrobiotus richtersi</i>																								
<i>Macrobiotus sandrae</i>																								
<i>Macrobiotus terminalis</i>																								
<i>Milnesium euryostomum</i>																								
<i>Milnesium tardigradum</i>																								
<i>Milnesium tetralamellatum</i>																								
<i>Minibiotus furcatus</i>																								
<i>Minibiotus gumersindoi</i>																								
<i>Murrayon dianeae</i>																								
<i>Platicrista angustata</i>																								
<i>Pseudechiniscus facettalis</i>																								
<i>Ramazzottius oberhaeuseri</i>																								

Los géneros de musgo con mayor número medio de especies de tardígrados son *Hedwigia*, *Hypnum* + *Orthotricum*, *Homalothecium* y *Rosulabryum*, y los que menos tienen, *Grimmia*+*Racomitrum*, *Ceratodon*, *Tortella* e *Isothecium* (Tabla 5.5.27 y Figura 5.5.17.A). El índice de Margalef presenta los mismos géneros en las primeras posiciones, pero varía en la posición relativa respecto al número de especies. Así, los géneros con mayores valores son:

Hedwigia, *Grimmia* + *Homalothecium* + *Orthotricum*, *Homalothecium* y *Grimmia* + *Ceratodon* y los de menores valores, *Grimmia* + *Racomitrum*, *Tortella*, *Anthitricia* y *Ceratodon* (Tabla 5.5.27 y Figura 5.5.17.B). Los géneros con valores más altos para el índice de Shannon son: *Grimmia*+*Ceratodon*, *Grimmia* + *Homalothecium* + *Orthotricum*, *Hedwigia* e *Isothecium*, y los de valores más bajos, *Grimmia* + *Racomitrum*, *Rosulabryum*, *Antitrichia* y *Bryum* (Tabla 5.5.27 y Figura 5.5.17.C). Por último, el índice de Simpson presenta los valores más altos en *Hedwigia*, *Homalothecium*, *Grimmia* + *Ceratodon* e *Hypnum* + *Orthotrochum* y los valores más bajos en *Grimmia* + *Racomitrum*, *Tortella*, *Anthitricia* y *Bryum* (Tabla 5.5.27 y Figura 5.5.17.D).

Se ha empleado estadística no paramétrica, mediante el análisis *Kruskal-Wallis* ANOVA, para determinar el grado de significación entre las diferencias de los índices de diversidad estudiados y los géneros de los musgos. Ninguno de ellos presenta diferencias significativas.

Tabla 5.5.27: Índices de diversidad por género de musgo. ID = número de identificación de los géneros de musgo. 1 = *Anthitrichia*, 2 = *Rosulabryum*, 3 = *Bryum*, 4 = *Ceratodon*, 5 = *Isothecium*, 6 = *Grimmia*, 9 = *Hedwigia*, 11 = *Homalothecium*, 12 = *Hypnum*, 14 = *Leucodon*, 15 = *Orthotrichum*, 17 = *Polytrichum*, 19 = *Racomitrum*, 21 = *Tortella*, 22 = *Tortula*. S = número medio de especies.

ID	S	Margalef	Shannon	Simpson
1	4,500	0,628	1,884	0,776
2	7,000	1,045	1,843	1,249
3	3,667	0,805	2,306	0,852
4	2,000	0,665	2,500	1,177
5	3,000	1,011	3,750	1,116
6	5,652	1,098	2,751	1,058
9	8,500	1,535	4,555	1,828
11	7,667	1,342	3,551	1,748
12	5,500	1,129	2,923	1,186
14	6,667	1,222	2,716	1,303
15	5,000	0,956	2,729	0,875
17	4,333	0,995	2,577	1,007
19	4,222	0,929	2,719	0,913
21	2,875	0,612	2,310	0,750
78	8,000	1,327	2,967	1,559
79	1,000	0,000	1,000	0,000
80	4,000	1,330	7,500	1,674
81	5,000	1,470	5,056	1,516

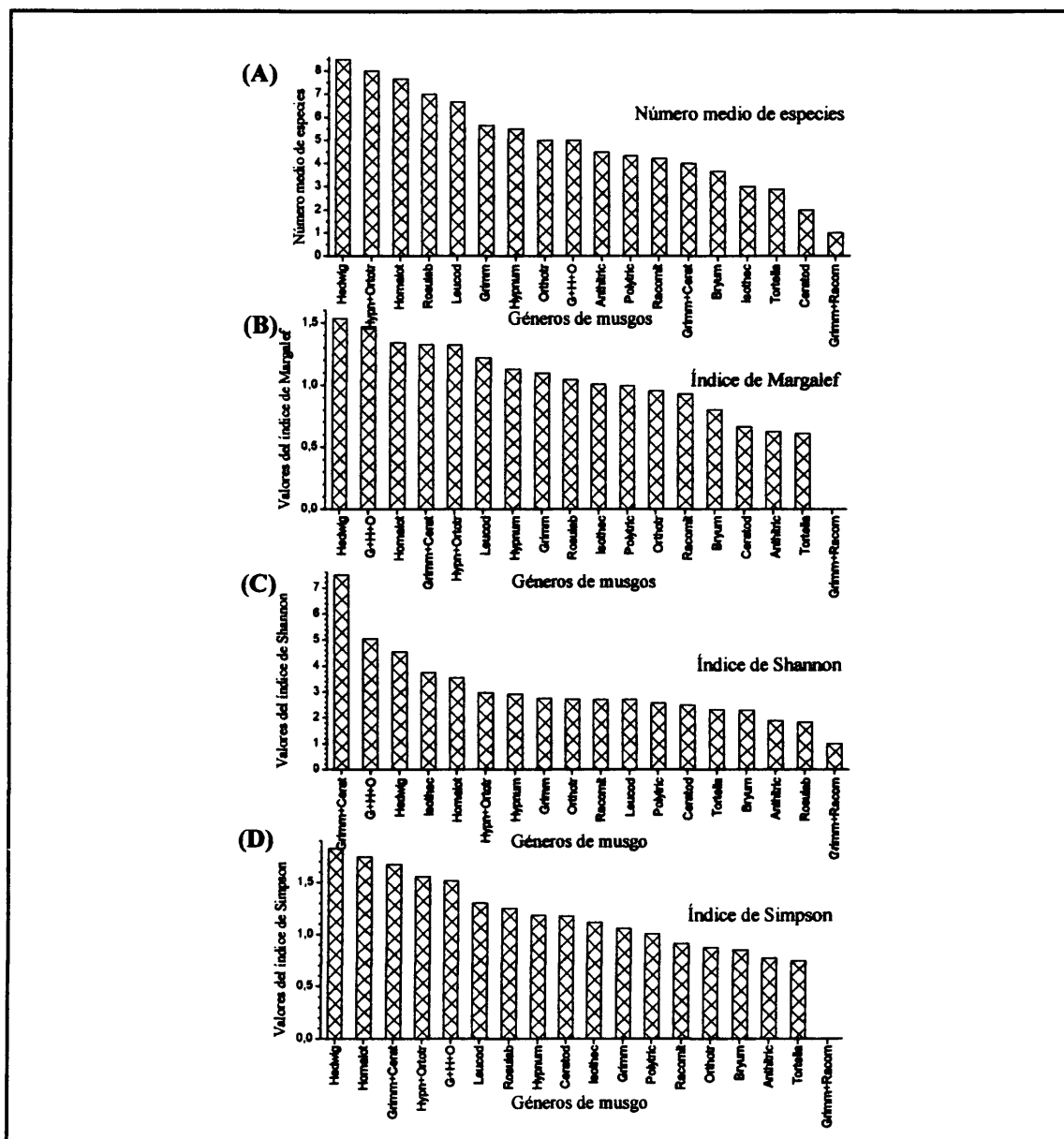


Figura 5.5.17: Representación de los índices de diversidad por géneros de musgo. (A) Número medio de especies, (B) índice de Margalef, (C) índice de Shannon y (D) índice de Simpson. G+H+O = *Grimmia* + *Homalothecium* + *Orthotrichum*.

5.5.1.8.- Análisis de los índices de diversidad en los líquenes

Las especies de líquenes que se han encontrado en este trabajo se han listado en la Tabla 5.5.1. Los líquenes con un mayor número medio de especies de tardígrado son: *Parmelia sulcata*, *Xanthoparmelia protomatrae*, *Parmelia saxatilis*, *Xanthoparmelia tinctina* y *Lasallia pustulata*, mientras que las de menor número de especies son: *Physcia aipoli*, *Physcia adscendens*, *Evernia prunastri*, *Xantoria parietina* y *Peltigera canina* (Tabla 5.5.28 y 5.5.29 y Figura 5.5.18.A). Hay que destacar el gran número de especies

de líquen estudiados que no tenían tardígrados: *Melanelia elegantula*, *Squamarina* sp., *Lepraria* sp., *Cladonia clorophaea*, *Cladonia cyathomorpha* y las asociaciones de *Evernia prunastri* + *Parmelia sulcata* y *Parmelia sulcata* + *Pseudevernia furfuracea* (Tabla 5.5.28 y Figura 5.5.18.A). Los valores del índice de Margalef son mayores en *Lasallia hispanica*, *Lasallia pustulata*, *Parmelia sulcata*, *Phisconia enteroxantha* y *Ramalina forinacea* y los menores coinciden con los del número de especies (Tabla 5.5.28 y Figura 5.5.18.A y B). Como ya ocurría con los musgos, hay tardígrados que aparecen en muchas especies de líquen, por ejemplo *Ramazzottius oberhaeuseri* o *Echiniscus trisetosus*, pero también hay tardígrados que sólo aparecen en una especie de líquen, por ejemplo, *Isohypsibius prosostomus* que sólo está en *Parmelina tiliacea* o *Macrobiotus hyperboreus* que sólo se ha encontrado en *Lasallia hispanica* (Tabla 5.5.29).

El índice de Shannon en las especies de líquen varía un poco, con respecto al número de especies y al índice de Margalef, mientras que los patrones en el índice de Shannon se parecen más a los del índice de Margalef. En este sentido, las especies *Lasallia hispanica*, *Lasallia pustulata*, *Xanthoparmelia protomatrae*, *Parmelia sulcata* y *Parmelia saxatilis* se encuentran entre las que tienen mayores valores en el índice de Margalef y en el de Shannon y *Xantoria parietina*, *Physcia aipoli*, *Evernia prunastri* y *Physcia adscendens* tienen valores bajos en el índice de Margalef y en el de Shannon (Tabla 5.5.28 y Figura 5.5.18).

Por último, el índice de Simpson presenta un patrón similar al de los índices de Margalef y Shannon. En los tres índices *Lasallia hispanica*, *Lasallia pustulata*, *Phisconia enteroxantha* y *Xanthoparmelia protomatrae* presentan valores más altos y *Xantoria parietina*, *Physcia aipoli*, *Evernia prunastri*, *Pseudevernia prunastri* y

Tabla 5.5.28: Índices de diversidad por especie de líquen. ID = número de identificación de las especies de líquen que se corresponden con los de la Tabla 5.5.1. S = número medio de especies.

ID	S	Margalef	Shannon	Simpson
24	2,33	0,491	0,484	1,509
25	5,00	1,924	1,494	7,000
26	5,50	1,653	1,460	5,675
27	5,00	1,003	1,099	2,611
28	5,00	0,800	0,890	1,934
29	6,00	1,058	1,116	2,373
30	7,50	1,420	1,303	2,656
31	4,62	0,945	0,892	2,359
32	2,00	0,621	0,673	2,500
33	2,00	0,242	0,194	1,103
34	4,50	0,879	0,936	2,118
35	4,00	1,365	1,273	4,500
36	3,50	0,778	0,623	1,731
37	5,00	0,994	0,989	2,110
38	6,00	0,817	0,892	2,108
39	6,50	1,004	1,371	3,323
40	2,50	0,315	0,156	1,076
41	3,00	1,116	1,011	3,750
42	3,0	0,629	1,005	2,680
43				
44				
45				
46	3,00	0,647	0,996	2,750
47				
48				
49				
50				
51	5,00	1,028	0,787	1,658

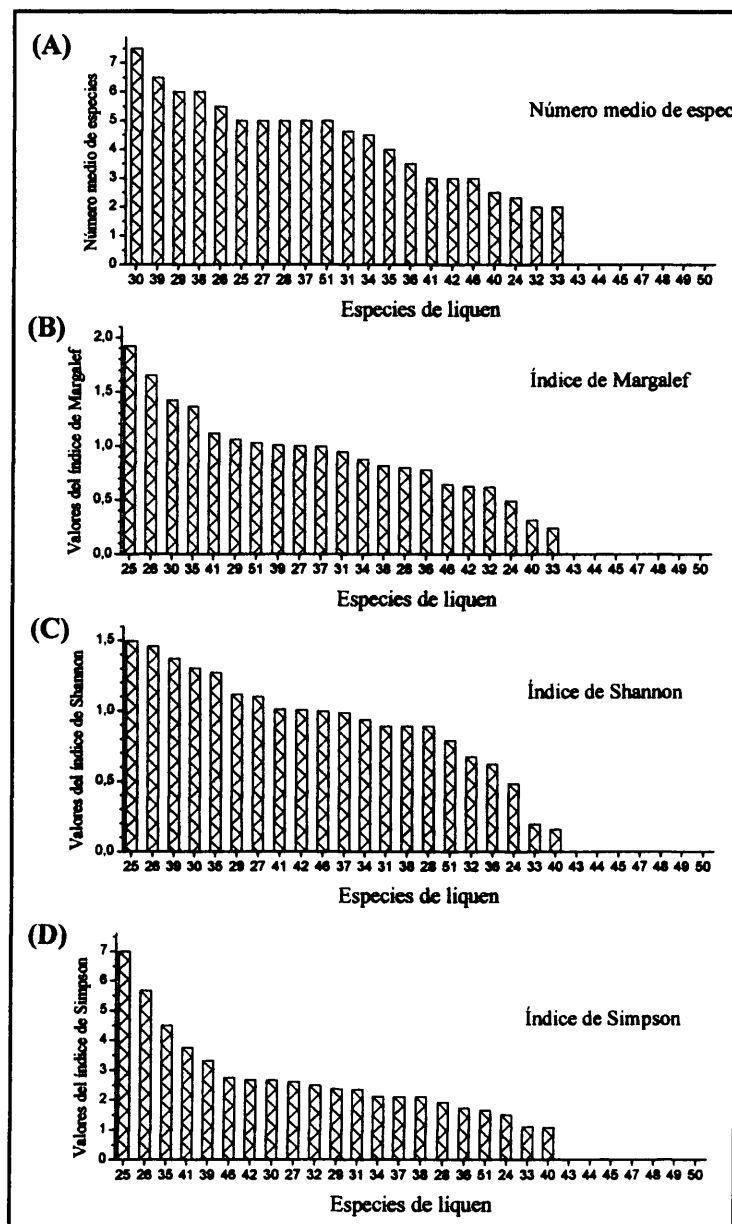


Figura 5.5.18: Representación de los índices de diversidad por las especies de líquen. (A) Número de especies, (B) índice de Margalef, (C) índice de Shannon y (D) índice de Simpson. Códigos en la Tabla 5.5.1.

Cladonia foliacea tienen valores más bajos (Tabla 5.5.28 y Figura 5.5.18).

No existen diferencias estadísticamente significativas de índices de diversidad estudiados, respecto a las especies de líquen.

Además se ha realizado un análisis de los géneros de los líquenes que han aparecido en este estudio con los cuatro índices de diversidad. En la Figura 5.5.19 se pueden observar los patrones de los géneros de líquen según los índices estudiados. El número medio de especies de tardígrado presenta valores más altos en *Lecanora*, *Melanolia*, *Parmelia* y *Physcia*, mientras que los otros tres índices son mayores en *Parmelina*, *Squamarina*, *Ramalia* y *Lecanora* (Figura 5.5.19 y Tabla 5.5.30). Por otro lado, los valores más

bajos de número de especies de tardígrado están en *Peltigera*, *Cladonia*, *Lepraria* y *Parmelia*, las mismas que para los índices de Shannon, Margalef y Simpson (Tabla 5.5.30 y Figura 5.5.19).

Los análisis de *Kruskal-Wallis* ANOVA no proporcionan resultados estadísticamente significativos para ninguno de los índices de diversidad



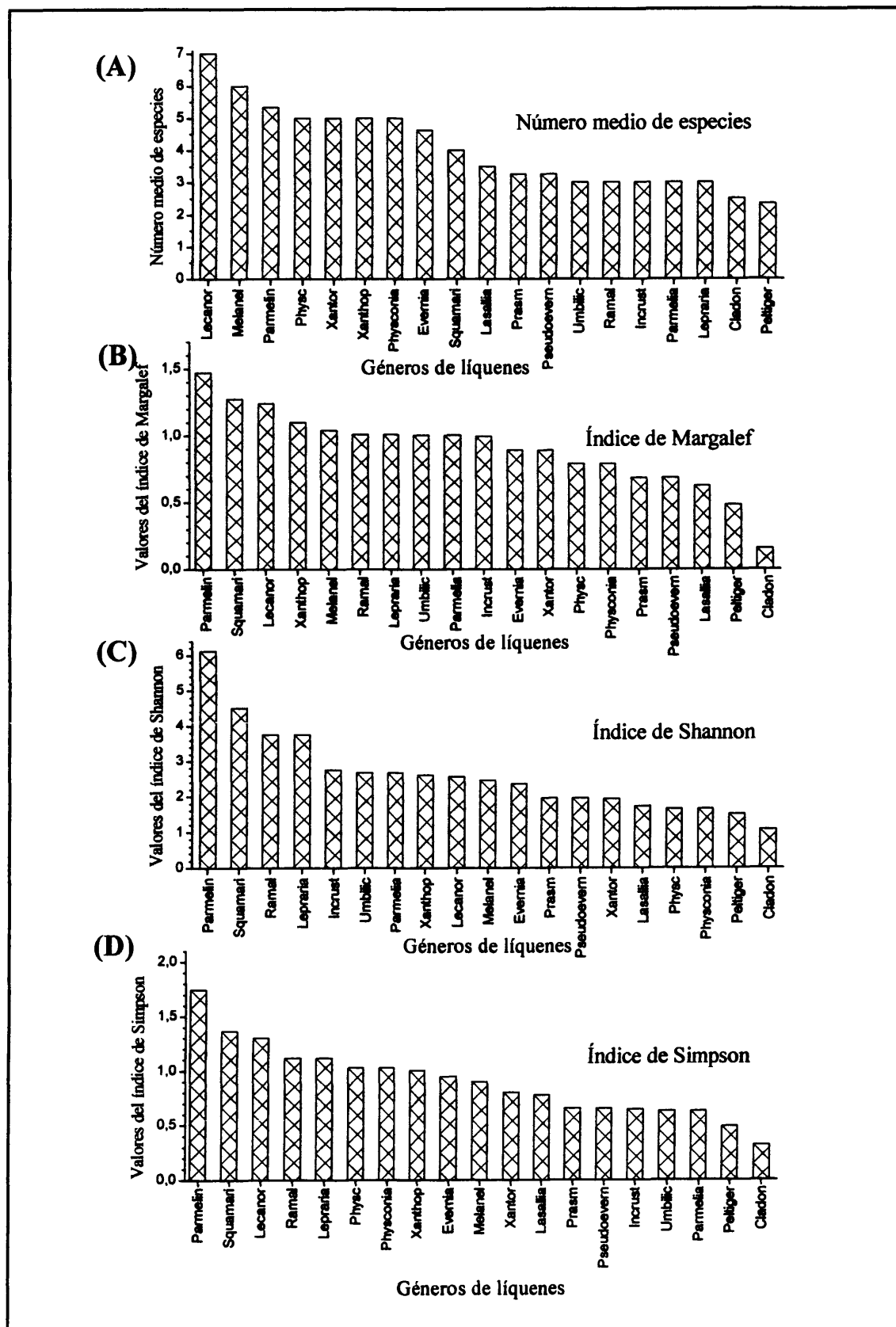


Figura 5.5.19: Representación de los índices de diversidad por los géneros de líquen. (A) Número medio de especies, (B) índice de Margalef, (C) índice de Shannon y (D) índice de Simpson.

Tabla 5.5.30: Índices de diversidad por género de liquen. ID = número de identificación de los géneros de musgo: 24 = *Umbilicaria*, 25 = *Ramalina*, 27 = *Prasmatia*, 28 = *Physcia*, 29 = *Cladonia*, 31 = liquen incrustante, 32 = *Xantoria*, 35 = *Peltigera*, 36 = *Melanelia*, 37 = *Evernia*, 40 = *Xanthoparmelia*, 41 = *Parmelina*, 42 = *Lecanora*, 43 = *Lasallia*, 45 = *Squamarina*, 46 = *Parmelia*, 47 = *Lepraria*, 48 = *Pseudoevernia*, 51 = *Physconia*. S = número de especies.

ID	S	Margalef	Shannon	Simpson
24	3,00	1,005	2,680	0,629
25	3,00	1,011	3,750	1,116
27	3,25	0,685	1,960	0,655
28	5,00	0,787	1,658	1,028
29	2,50	0,156	1,076	0,315
31	3,00	0,996	2,750	0,647
32	5,00	0,890	1,934	0,800
35	2,33	0,484	1,509	0,491
36	6,00	1,042	2,455	0,896
37	4,63	0,892	2,359	0,945
40	5,00	1,099	2,611	1,003
41	5,33	1,471	6,117	1,743
42	7,00	1,240	2,561	1,299
43	3,50	0,623	1,731	0,778
45	4,00	1,273	4,500	1,365
46	3,00	1,005	2,680	0,629
47	3,00	1,011	3,750	1,116
48	3,25	0,685	1,960	0,655
51	5,00	0,787	1,658	1,028

5.5.1.9.- Análisis de la diversidad según los árboles y arbustos de la hojarasca

Las especies de los árboles y arbustos de los que se ha recogido la hojarasca analizada en este estudio se detallan en la Tabla 5.5.1. La hojarasca que contiene mayor cantidad de especies de tardígrados es la de las hojas de los robles+acebos, y las acículas de *Pinus nigra* y de *Pinus sylvestris* (Tabla 5.5.31 y Figura 5.5.20.A). Por el contrario, la hojarasca con menos número medio especies de tardígrado es la de *Cupressus* sp., la de retama, las herbáceas, y las acículas de *Pinus pinea* (Tabla 5.5.31 y Figura 5.5.20.A). Esta misma secuencia en la hojarasca es la que aparece entre los valores más altos y bajos del índice de Margalef, salvo que varía sensiblemente la posición relativa de alguno de ellos y que entre los valores más bajos están la hojarasca de *Cupressus* sp., la de jara estepa, la de retama y la de *Juniperus* (Tabla 5.5.31 y Figura 5.5.20.A y B). Algo parecido pasa con el índice de Shannon, los valores más altos son los mismos, pero los más bajos son los de hojarasca de *Cupressus* sp., la de *Juniperus*, la de fresno y la de jara estepa (Tabla 5.5.35 y Figura 5.5.20.A, B y C). El índice de Simpson coincide con los patrones del índice de Shannon (Tabla 5.5.31 y Figura 5.5.20.A, B, C y D). En la Tabla

5.5.32 se puede ver cómo hay especies de tardígrados que están en muchos tipos de hojarasca, como por ejemplo *Macrobiotus richtersi*, *Hypsibius dujardini* y *Milnesium tardigradum*, y, sin embargo, otras especies sólo aparecen en uno o dos tipos de hojarasca, por ejemplo, *Macrobiotus recens* sólo aparece en césped (herbáceas) y en hojarasca de retama, o *Macrobiotus areolatus* que sólo está en césped (herbáceas) y en acículas de *Pinus nigra*. En general, las especies de tardígrados aparecen en varios tipos de hojarasca (Tabla 5.5.32).

El análisis (*Kruskal-Wallis* ANOVA) de las diferencias en los valores de los índices en cada tipo de hojarasca ha dado resultados significativos para el número de especies ($p=0,006$), el índice de Margalef ($p=0,006$), el de Shannon ($p = 0,002$) y el de Simpson ($p=0,009$). Se ha realizado un análisis *U-Mann-Whitney* para detallar entre qué árboles y arbustos de la hojarasca, dos a dos, existen diferencias significativas, para los cuatro índices. Los valores de p para cada una de las comparaciones en cada índice estudiado se muestran en la Tabla 5.5.33. Son muy pocas las diferencias significativas entre tipos de hojarasca para los cuatro índices (Tabla 5.5.33). En el número de especies presentan algunas diferencias significativas las acículas de *Pinus sylvestris* y de *Pinus nigra* así como en retama y roble (Tabla 5.5.33 y Figura 5.5.20.A). En el índice de Margalef son la hojarasca de roble y las acículas de *Pinus sylvestris* las significativas, con respecto a algunos otros árboles y arbustos (Tabla 5.5.33 y Figura 5.5.20.B). Los significativos en el índice de Shannon vuelven a ser las acículas de *Pinus sylvestris* y de *Pinus nigra*

Tabla 5.5.31: Índices de diversidad por árbol de la hojarasca. ID = número de identificación de los árboles y arbustos que se corresponden con los de la Tabla 5.5.1. 53=*Quercus pyrenaica* + *Ilex aquifolium*; 54=*Alnus glutinosa*; 55=Césped; 61=*Cupressus* sp.; 62=*Quercus rotundifolia*; 63=*Fraxinus angustifolia*; 64=*Cistus ladanifer*; 65=*Cistus ladanifer*; 66=*Juniperus communis*; 68=*Pinus nigra*; 69=*Pinus pinea*; 70=*Pinus sylvestris*; 73=*Retama sphaerocarpa*; 74=*Quercus pyrenaica*; 75=*Pinus sylvestris* + *Quercus pyrenaica*. S = número de especies.

ID	S	Margalef	Shannon	Simpson
53	13,00	2,995	2,208	7,388
54	4,00	1,303	0,940	2,143
55	3,67	1,088	0,805	2,277
61	3,00	0,594	0,479	1,340
62	5,91	1,262	1,062	2,724
63	6,00	1,074	0,643	1,433
64	5,00	1,270	1,246	3,165
65	4,00	0,709	0,796	1,777
66	6,50	1,059	0,591	1,410
68	7,67	1,728	1,488	3,339
69	3,80	1,110	0,997	3,042
70	7,25	1,997	1,574	5,780
71	5,50	1,303	1,198	3,022
73	3,67	0,887	0,966	3,276
74	9,13	2,128	1,638	4,727

así como en retama y roble (Tabla 5.5.33 y Figura 5.5.20.D). El índice de Simpson coincide con los resultados obtenidos en el índice de Margalef (Tabla 5.5.33 y Figura 5.5.20.D).

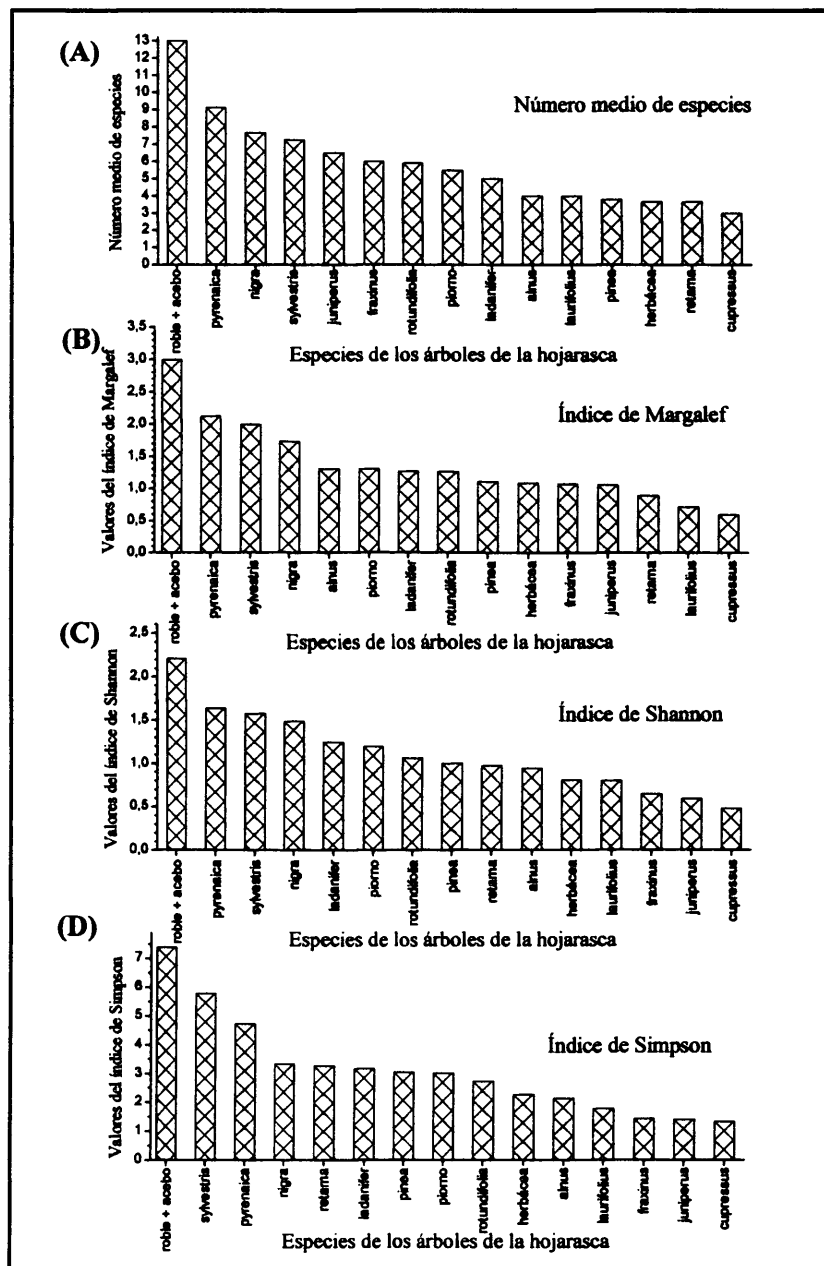


Figura 5.5.20: Representación de los índices de diversidad por los árboles y arbustos de la hojarasca. (A) Número medio de especies, (B) índice de Margalef, (C) índice de Shannon y (D) índice de Simpson.

Tabla 5.5.32: Listado de especies por especie de árbol y arbusto de donde se ha obtenido la hojarasca. Correspondencia con los códigos numéricos en la Tabla 5.5.1. Cuadrículas en gris = presencia de la especie.

ESPECIES	ESPECIES DE ARBOLES Y ARBUSTOS DE LA HOJARASCA														
	53	54	55	61	62	63	64	65	66	68	69	70	73	74	75
<i>Astatumen trinacriae</i>															
<i>Diphascon (Adropion) prorsirostre</i>															
<i>Diphascon (Adropion) scoticum</i>															
<i>Diphascon (Diphascon) granifer</i>															
<i>Diphascon (Diphascon) nodulosum</i>															
<i>Diphascon (Diphascon) pingue</i>															
<i>Diphascon (Diphascon) recamieri</i>															
<i>Doryphoribius flavus</i>															
<i>Echiniscus bisetosus</i>															
<i>Echiniscus blumi</i>															
<i>Echiniscus canadensis</i>															
<i>Echiniscus mediantus</i>															
<i>Echiniscus merokensis</i>															
<i>Echiniscus trisetosus</i>															
<i>Eremobiotus alicatai</i>															
<i>Hebesuncus conjungens</i>															
<i>Hypsibius camelopardis</i>															
<i>Hypsibius convergens</i>															
<i>Hypsibius dujardini</i>															
<i>Hypsibius pallidus</i>															
<i>Isohypsibius marcellinoi</i>															
<i>Isohypsibius prosostomus</i>															
<i>Isohypsibius tetradactyloides</i>															
<i>Itaquascon placophorum</i>															
<i>Macrobiotus areolatus</i>															
<i>Macrobiotus echinogenitus</i>															
<i>Macrobiotus harmsworthi</i>															
<i>Macrobiotus hufelandi</i>															
<i>Macrobiotus hyperboreus</i>															
<i>Macrobiotus hystericogenitus</i>															
<i>Macrobiotus macrocalix</i>															
<i>Macrobiotus n.sp.</i>															
<i>Macrobiotus pallarii</i>															
<i>Macrobiotus persimilis</i>															
<i>Macrobiotus recens</i>															
<i>Macrobiotus richtersi</i>															
<i>Macrobiotus sandrae</i>															
<i>Macrobiotus terminalis</i>															
<i>Milnesium euryostomum</i>															
<i>Milnesium tardigradum</i>															
<i>Milnesium tetralamellatum</i>															
<i>Minibiotus furcatus</i>															
<i>Minibiotus gumersindoi</i>															
<i>Murrayon dianeae</i>															
<i>Platicrista angustata</i>															
<i>Pseudechiniscus facettalis</i>															
<i>Ramazottius oberhaeuseri</i>															

5.5.1.10.- Análisis de los índices de diversidad para la orientación de la muestra

La última variable discreta que se ha estudiado es la orientación de las muestras, cuyas categorías se especifican en la Tabla 5.5.1. Un análisis (mediante *Kruskal-Wallis* ANOVA) entre las distintos tipos de orientación estudiados y los cuatro índices no muestran diferencias significativas.

Tabla 5.5.33: Valores de p de los análisis de *U-Mann-Whitney* para los árboles y arbustos de los que proviene la hojarasca, comparados dos a dos, y los cuatro índices de diversidad analizados. Los números son los de identificación de los árboles y arbustos que se corresponden con los de la Tabla 5.5.1. 53=*Quercus pyrenaica* + *Ilex aquifolium*; 54=*Alnus glutinosa*; 55=Césped (herbáceas); 61=*Cupressus* sp.; 62=*Quercus rotundifolia*; 63=*Fraxinus angustifolia*; 64=*Cistus ladanifer*; 65=*Cistus laurifolius*; 66=*Juniperus communis*; 68=*Pinus nigra*; 69=*Pinus pinea*; 70=*Pinus sylvestris*; 73=*Retama sphaerocarpa*; 74=*Quercus pyrenaica*; 75=*Pinus sylvestris* + *Quercus pyrenaica*. En negrita, las relaciones estadísticamente significativas.

(A)

	53	54	55	61	62	63	64	65	66	68	69	70	73	74
53		1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
54			1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
55				1,00	0,06	1,00	0,469	1,00	0,423	0,022	0,888	0,03	0,798	1,00
61					1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
62						1,00	0,547	1,00	0,841	0,268	0,086	0,674	0,194	0,024
63							1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
64								1,00	1,00	0,138	0,31	0,425	0,554	0,09
65									1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
66										0,767	0,554	0,792	0,554	0,397
68											0,345	0,471	0,046	0,499
69												0,037	0,88	0,004
70													0,208	0,185
73														0,025
74														

(B)

	53	54	55	61	62	63	64	65	66	68	69	70	73	74
53		1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
54			1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
55				1,00	0,622	1,00	0,633	1,00	0,874	0,165	1,00	0,017	0,613	1,00
61					1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
62						0,843	1,00	1,00	0,391	0,335	0,7	0,7	0,35	0,001
63							1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
64								1,00	1,00	0,248	0,438	0,296	0,564	0,068
65									1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
66										0,563	1,00	0,191	0,564	0,091
68											0,101	0,683	0,275	0,314
69												0,028	0,655	0,004
70													0,153	0,713
73														0,019
74														

Tabla 5.5.37 (Continuación)

(C)

	53	54	55	61	62	63	64	65	66	68	69	70	73	74
53		1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
54			1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
55				1,00	0,324	1,00	0,266	1,00	0,427	0,037	0,517	0,004	0,613	1,00
61					1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
62						1,00	0,843	1,00	0,167	0,073	0,395	0,032	0,876	0,009
63							1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
64								1,00	0,121	0,083	0,121	0,296	0,564	0,16
65									1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
66										0,83	0,121	0,037	0,564	0,024
68											0,025	0,838	0,512	0,823
69												0,028	0,456	0,002
70													0,221	0,806
73														0,219
74														

(D)

	53	54	55	61	62	63	64	65	66	68	69	70	73	74
53		1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
54			1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
55				1,00	0,493	1,00	0,34	1,00	0,204	0,207	0,151	0,003	0,527	0,001
61					1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
62						1,00	0,554	1,00	0,167	0,483	0,692	0,017	0,64	0,011
63							1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
64								1,00	0,121	0,564	1,00	0,296	0,564	0,399
65									1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
66										0,083	0,053	0,037	0,564	0,024
68											0,881	0,221	0,827	0,434
69												0,107	0,881	0,137
70													0,221	0,5
73														0,434
74														

5.5.1.11.- Análisis multivariante de los índices de diversidad con las variables ambientales

El análisis multivariante de los cuatro índices de diversidad y las variables ambientales continuas se ha llevado a cabo mediante un análisis de correspondencias canónicas (ACC), después de sintetizar las variables ambientales con un análisis de componentes principales (ACP). Por un lado, se ha efectuado un análisis con las seis variables continuas medidas puntualmente en las muestras (altitud, temperatura, velocidad del viento, peso seco de la muestra, distancias desde la muestra al suelo y luminosidad). Y por otro, se ha hecho el análisis con una serie de variables ambientales que son medias anuales. Dichas variables (procedentes de Hortal, 2004) son: altitud media, pendiente media, temperatura media, temperatura máxima, temperatura mínima, precipitaciones medias anuales, precipitaciones estivales de los meses de junio, julio y agosto y tres variables de insolación (Tabla 4.8.1).

En primer lugar se ha hecho el análisis con las seis variables ambientales puntuales. En la Tabla 5.5.34 se presenta la varianza extraída por cada uno de los factores (autovalores), también expresada en porcentaje. El primer factor explica el 54,86% de la varianza, el segundo factor el 17,03% y el tercero el 16,93%. El siguiente paso es determinar cuantos factores hay que retener. En este trabajo se ha utilizado el criterio de Kaiser (1960), según el cual se retienen autovalores mayores que 1. Por lo tanto, en este caso se retienen los tres primeros factores (Tabla 5.5.34).

Tabla 5.5.34: Autovalores obtenidos en el ACP de las seis variables ambientales.

Factores	Autovalores	% Varianza total	Autovalores acumulados	% Acumulado
1	3,292	54,864	3,292	54,864
2	1,022	17,026	4,313	71,890
3	1,016	16,929	5,329	88,820
4	0,649	10,811	5,978	99,630
5	0,021	0,349	5,999	99,979
6	0,001	0,021	6,000	100,000

Las coordenadas de los factores (*factor coordinates*) (Tabla 5.5.35) indican lo que pesa cada variable en cada factor, es decir, la correlación entre cada variable y cada factor. Así, el Factor 1 está fuerte y negativamente correlacionado con la temperatura, la velocidad del viento, el peso seco y la distancia de la muestra al suelo (Tabla 5.5.35). El Factor 2 está correlacionado positivamente y con una fuerte relación con la altitud, y el Factor 3 está positivamente correlacionado con la luminosidad, con una relación fuerte (Tabla 5.5.35).

Tabla 5.5.35: Coordenadas de los tres factores extraídos para las seis variables ambientales.

Variables	Factor 1	Factor 2	Factor 3
Altitud	0,017311	0,955716	-0,224711
Temperatura	-0,977172	-0,029115	0,124060
Luminosidad	0,080949	0,277981	0,941384
Velocidad del viento	-0,983029	-0,016930	0,055031
Distancia	-0,631314	0,170776	-0,241116
Peso seco	-0,982469	-0,024096	0,050088

Una vez determinados los factores que resumen las variables ambientales, se estudia la relación entre los índices de diversidad y las variables ambientales, representadas por los factores de ACP, mediante un ACC. Puesto que ninguno de los índices de diversidad presenta una distribución normal, y el análisis así lo requiere, se transforman, por un lado el número de especies y el índice de Margalef con el logaritmo, puesto que son variables de conteo, y los índices de Shannon y Simpson se transforman con el arcoseno, ya que son frecuencias (ambos índices se calculan a partir de p_i , que es el número de individuos de cada especie entre el número total de individuos, es decir, una frecuencia).

Tabla 5.5.36: Número de variables, varianza extraída y redundancia total de los dos grupos de variables estudiadas. *Left set* = índices de diversidad; *Right set* = factores ambientales. *S* = número medio de especies

	Left set	Right set
No. Variables	4	3
Varianza extraída	89,6363%	100,000%
Redundancia Total	3,49304%	3,69464%
Variables:	1 S	Factor 1 ACP
	2 Margalef	Factor 2 ACP
	3 Shannon	Factor 3 ACP
	4 Simpson	

El ACC ejecutado con estas variables tiene un coeficiente canónico *R* de 0,28187, no muy alto, pero significativo ($p=0,03$). La varianza extraída y la redundancia total (Tabla 5.5.36) dan una idea de la magnitud de las correlaciones entre los dos grupos de variables (los índices de diversidad,

por un lado, y los factores extraídos de las variables ambientales con el ACP, por otro), respecto a la varianza de las variables. La segunda fila (Varianza extraída) indica la cantidad total de varianza extraída de las variables respecto a los ejes canónicos; así, los ejes canónicos extraen el 100% de la varianza de los factores del ACP (se obtiene el 100% porque el programa STATISTICA extrae tantos ejes como el número mínimo de variables de cada grupo, que para uno de los grupos de variables, en este caso los factores obtenidos con ACP, es igual al número de variables) y el 89,6% de la varianza de los índices de diversidad (Tabla 5.5.36). La redundancia es lo que pueden explicar los ejes canónicos de un grupo de variables, dado el otro grupo de variables. Así los ejes canó-

nicos explican un 3,5% de la varianza de los índices de diversidad, dados los factores ambientales, y esos mismos ejes explican el 3,7% de la varianza de los ejes ambientales, dados los índices de diversidad (Tabla 5.5.36).

Para comprobar el grado de significación de los ejes canónicos se emplea el *test de la χ^2* , que estudia los tres ejes canónicos juntos en un primer paso, sin quitar ningún eje, luego elimina el primero (el más significativo; $p=0,03$) y calcula el grado de significación de los otros dos ejes, que no son significativos ($p=0,42$ y $p=0,47$). Por lo tanto el eje canónico significativo es el primero. Para interpretar este eje canónico se estudia la estructura de los factores (Tabla 5.5.37), que equivalen a las coordenadas de los factores del ACP, es decir, indican el grado de correlación entre cada variable y cada eje canónico. El pri-

Tabla 5.5.37: Estructura de los factores de los ejes canónicos con cada variable.

Variables	Eje 1 ACC	Eje 2 ACC
S	-0,12	0,43
Margalef	-0,51	0,60
Shannon	-0,30	-0,61
Simpson	0,99	0,09
Factor 1 ACP	-0,81	-0,55
Factor 2 ACP	-0,51	0,65
Factor 3 ACP	-0,28	0,55

Tabla 5.5.38: Pesos canónicos de las variables analizadas en los ejes canónicos, es decir, posición de cada variable en los ejes canónicos.

Variables	Eje 1 ACC	Eje 2 ACC
S	0,035	0,819
Margalef	-0,072	0,053
Shannon	0,095	-1,040
Simpson	1,003	-0,187
Factor 1 ACP	-0,827	-0,564
Factor 2 ACP	-0,553	0,582
Factor 3 ACP	-0,172	0,566

mer eje canónico (único significativo) extrae el 33,9% de la varianza de los índices de diversidad y el 33,1% de la varianza de los factores ambientales. Por último, los pesos canónicos indican la posición de cada variable estudiada respecto a los ejes canónicos obtenidos (Tabla 5.5.38) y con ellos se representan los dos grupos de variables respecto a los ejes canónicos (Figura 5.5.21). Puesto que los factores ambientales obtenidos con ACP pasan por el origen y se conoce su interpretación a partir de las coordenadas de los factores, se pueden relacionar ambos grupos de variables.

En la Figura 5.5.21 se puede observar que el número de especies (S) está relacionado con elevadas altitudes y zonas luminosas (Factores 2 y 3 respectivamente), pero con una relación débil, mientras que aparece en muestras con valores intermedios del resto de variables (Factor 1, es decir, temperatura, distancia al suelo, peso seco y velocidad del viento). El índice de Margalef se relaciona con valores intermedios de todas las variables (Figura 5.5.21) y presenta una relación muy fuerte con ellas. El índice de Shannon está asociado con fuerza a muestras con poca luz, y presenta una relación débil

con el resto de las variables ambientales, encontrándose en valores bajos e intermedios (Figura 5.5.21). Por último, el índice de Simpson aparece a con bajas altitudes y en lugares poco luminosos, pero en zonas de elevadas temperaturas, con bastante viento, a cierta altura del suelo y en muestras con elevado peso. En cualquiera de los casos, este índice mantiene una relación débil con todos los factores ambientales (Figura 5.5.21). Habría que destacar que el número de especies y el índice de Shannon presentan posiciones antagónicas respecto a los Factores 2 y 3 (que representan la altitud y luminosidad, respectivamente).

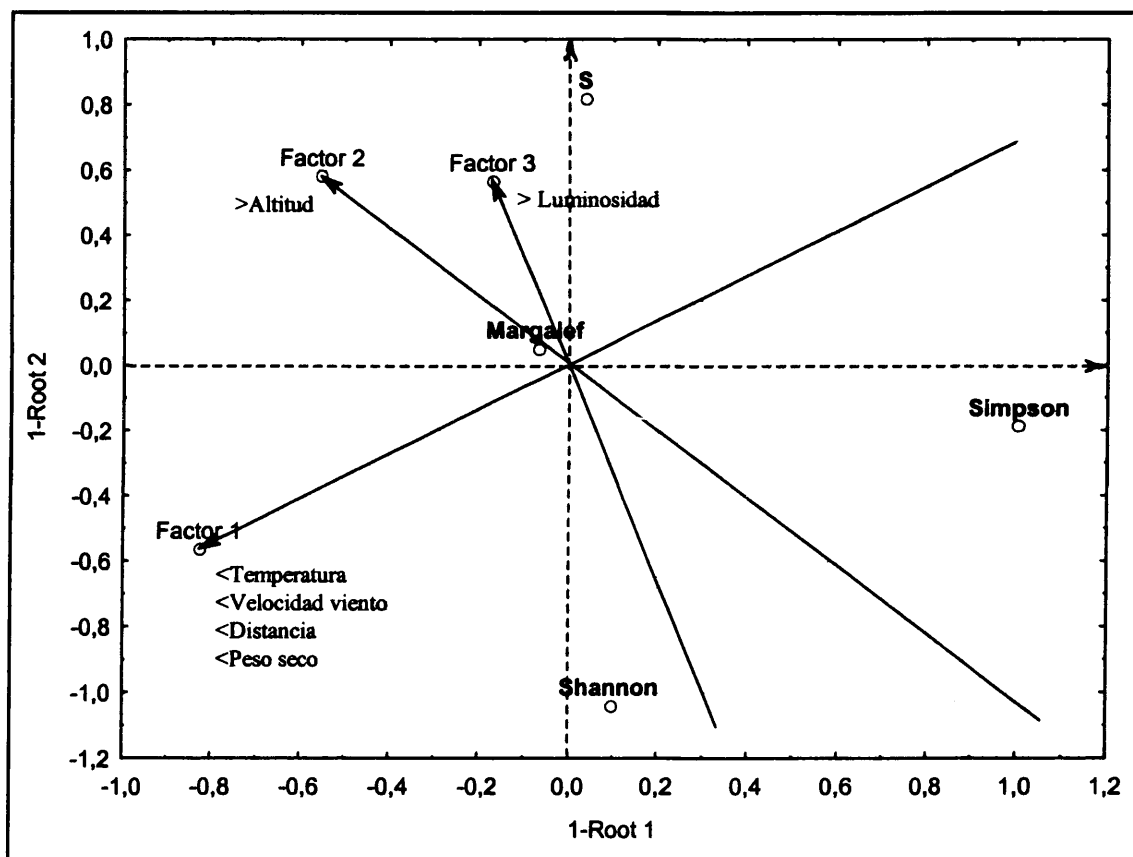


Figura 5.5.21: Representación de los ejes canónicos con los índices de diversidad y los ejes ambientales obtenidos del ACP (Eje 1, Eje 2 y Eje 3). En cada eje ambiental se indican las variables predominantes. S = número de especies; Margalef = índice de Margalef; Shannon = índice de Shannon; Simpson = índice de Simpson.

En segundo lugar se ha llevado a cabo el estudio con las diez variables ambientales obtenidas mediante medias anuales. En la Tabla 5.5.39 se presenta la varianza extraída por cada uno de los factores (autovalores), también expresada en porcentaje. El primer factor explica el 72,1% de la varianza y el segundo factor el 14,7%. Según el crite-

rio de Kaiser (1960) se retienen los dos primeros factores, ya que sólo los dos primeros autovalores son mayores que 1 (Tabla 5.5.39).

Tabla 5.5.39: Autovalores obtenidos en el ACP de las seis variables ambientales.

Factores	Autovalores	% Varianza total	Autovalores acumulados	% Acumulado
1	7,206	72,060	7,206	72,060
2	1,466	14,664	8,672	86,724
3	0,563	5,634	9,236	92,357
4	0,372	3,717	9,608	96,075
5	0,222	2,219	9,829	98,294
6	0,0938	0,938	9,923	99,232

Las coordenadas de los factores (Tabla 5.5.40) indican que el Factor 1 está fuerte y negativamente correlacionado con la altitud media, la pendiente media, las precipitaciones medias anuales, las precipitaciones estivales y el indicador de insolación 3 (Rsol

Tabla 5.5.40: Coordenadas de los factores extraídos para las seis variables ambientales. * Precipitaciones en los meses de junio, julio y agosto.

Variables	Factor 1	Factor 2
Altitud media	-0,922199	-0,023519
Pendiente media	-0,890087	-0,018676
Temperatura media	0,958364	-0,210358
Temperatura máxima	0,935801	-0,291070
Temperatura mínima	0,890840	-0,219793
Precipitaciones medias	-0,889852	0,296141
Precipitaciones estivales*	-0,902379	0,214932
Radiación solar 1	0,684085	0,722357
Radiación solar 2	-0,598615	-0,775254
Radiación solar 3	-0,736931	-0,177369

3), y positivamente relacionado con la temperatura media, la temperatura máxima y la temperatura mínima (Tabla 5.5.40). El Factor 2 está correlacionado positivamente y con una fuerte relación con el indicador de insolación 1 (Rsol 1) y negativamente con el indicador de insolación 2 (Rsol 2) (Tabla 5.5.40).

Se estudia la relación entre los índices de diversidad y las variables ambientales, representadas por los factores de ACP, mediante un ACC, que es el mismo análisis efectuado con las variables ambientales puntuales. El ACC ejecutado con estas variables tiene un coeficiente canónico R de 0,42676, un valor considerable y significativo ($p=0,00024$). La varianza extraída y la redundancia total (Tabla 5.5.41) dan una idea de la magnitud de las correlaciones entre los dos grupos de

Tabla 5.5.41: Número de variables, varianza extraída y redundancia total de los dos grupos de variables estudiadas. *Left set* = índices de diversidad; *Right set* = factores ambientales.

	Left set	Right set
No. Variables	4	2
Varianza extraída	50,7985%	100,000%
Redundancia Total	6,64983%	9,95989%
Variables:	1 S	Factor 1 PCA
	2 Margalef	Factor 2 PCA
	3 Shannon	
	4 Simpson	

variables (los índices de diversidad, por un lado, y los factores extraídos de las variables ambientales con el ACP, por otro), respecto a la varianza de las variables. Así, los ejes canónicos extraen el 100% de la varianza de los factores del ACP y el 50,8% de la varianza de los índices de diversidad (Tabla 5.5.41). Los ejes canónicos explican un 6,6% de la varianza de los índices de diversidad dados los factores ambientales, y esos mismos ejes explican el 10,0% de la varianza de los ejes ambientales, dados los índices de diversidad (Tabla 5.5.41).

Para comprobar el grado de significación de los ejes canónicos se emplea el *test de la χ^2* , siendo el primer eje el significativo ($p=0,00024$). Para interpretar este eje canónico se estudia la estructura de los factores (Tabla 5.5.42), que equivalen a las coordenadas de los factores del ACP, es decir, indican el grado de

correlación entre cada variable y cada eje canónico. Por último, los pesos canónicos indican la posición de cada variable estudiada respecto a los ejes canónicos obtenidos (Tabla

Tabla 5.5.43: Pesos canónicos de las variables analizadas en los ejes canónicos, es decir posición de cada variable en los ejes canónicos.

Variables	Eje 1 ACC	Eje 2 ACC
S	0,09676	1,23334
Margalef	1,20175	-0,46327
Shannon	-1,05155	-2,24824
Simpson	-0,89074	-2,68639
Factor 1 ACP	-0,999086	-0,065407
Factor 2 ACP	-0,015931	1,001098

Tabla 5.5.42: Estructura de los factores en los ejes canónicos con cada variable.

Variables	Eje 1 ACC	Eje 2 ACC
S	0,70	-0,01
Margalef	0,94	-0,16
Shannon	0,17	0,39
Simpson	0,02	-0,67
Factor 1 PCA	-0,99	-0,02
Factor 2 PCA	-0,07	0,99

5.5.43), y con ellos se representan los dos grupos de variables respecto a los ejes canónicos (Figura 5.5.22). Puesto que los factores ambientales obtenidos con ACP pasan por el origen y se conoce su interpretación a partir de las coordenadas de los factores, se pueden relacionar ambos grupos de variables.

En la Figura 5.5.22 se puede observar que existe una fuerte relación entre el número de especies y el Factor ambiental 2, es decir, que el número de especies aumenta con una insolación moderada (Rsol 1) y disminuye con valores más altos de insolación (Rsol 2). Sin embargo, el número de especies (S) presenta una relación débil con el Factor ambiental 1, relacionándose con valores intermedios de la altitud (como ya se ha visto al analizar las clases de altitud), la temperatura, la pendiente media, las precipitaciones, medias y estivales, y la elevada insolación (Figura 5.5.22).

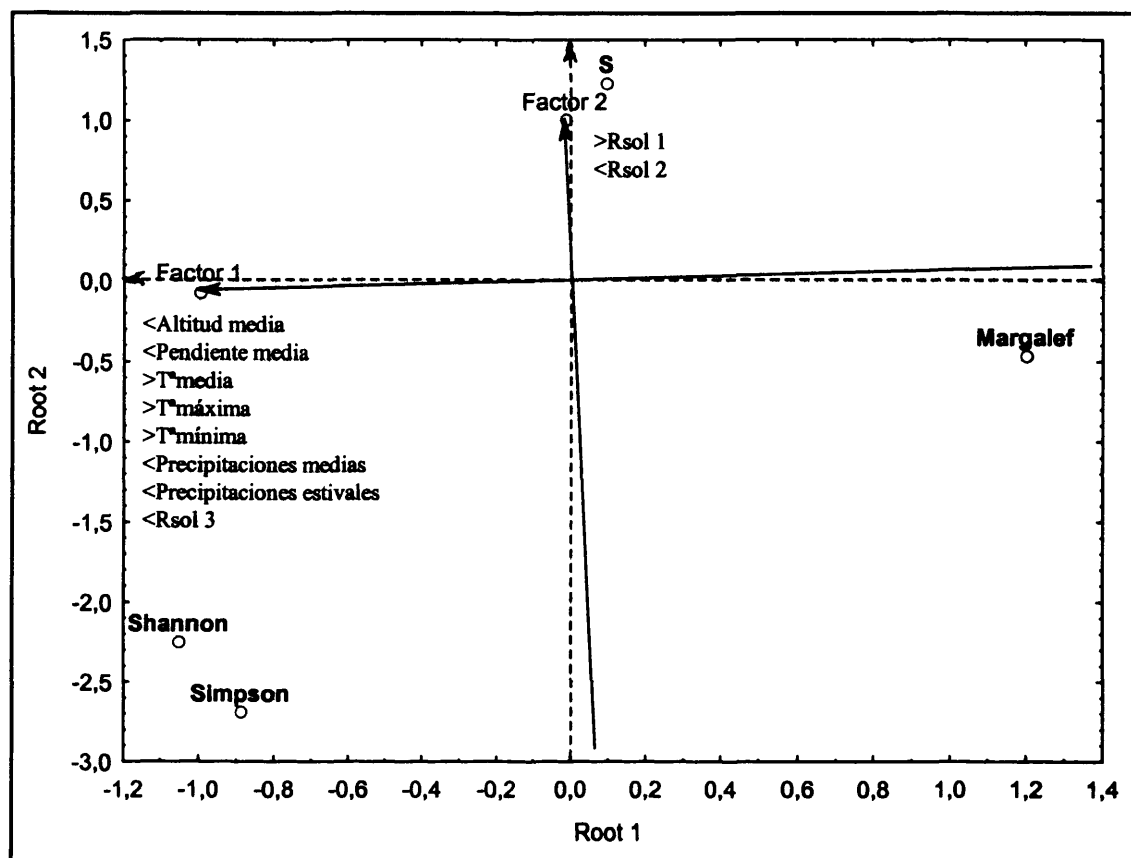


Figura 5.5.22: Representación de los ejes canónicos con los índices de diversidad y los ejes ambientales obtenidos del ACP (Eje 1 y Eje 2). En cada eje ambiental se indican las variables predominantes. S = número de especies; Margalef = índice de Margalef; Shannon = índice de Shannon; Simpson = índice de Simpson.

El índice de Margalef, otro indicador de diversidad estudiado, también presenta una fuerte relación, pero esta vez con el primer factor, de forma que se relaciona con altitudes altas, zonas con mucha pendiente, temperaturas (media, máxima y mínima) bajas, precipitaciones, anuales y estivales, altas y con altos valores insolación (Rsol 3) (Figura 5.5.22). Los otros dos índices tienen relaciones débiles con los dos factores ambientales estudiados en este caso. Ambos índices aparecen en zonas con valores bajos de insolación baja (Rsol 1) y alta (Rsol 3) y valores altos de insolación intermedia (Rsol 2), y en lugares de cotas bajas y poca pendiente, temperaturas altas (medias, máximas y mínimas) y bajas precipitaciones, anuales y estivales (Figura 5.5.22). En definitiva es el Factor 1, principalmente, el que define la distribución de la diversidad en la Sierra. De esta forma, el mayor número de especies se encuentra en las zonas de altitud y pendiente medias de la Sierra, así mismo en zonas de insolación, temperaturas y precipitaciones

moderadas (Figura 5.5.22). Por otro lado, los valores más altos para el índice de Margalef se encuentran en las zonas altas y con pendientes acusadas de la Sierra, con bajas temperaturas y alta insolación y precipitaciones (Figura 5.5.22). Finalmente, los índices de Shannon y Simpson aparecen en altitudes bajas y con poca pendiente de la Sierra, y donde hay poca insolación, bajas precipitaciones y altas temperaturas (Figura 5.5.22).

VI. DISCUSIÓN

VI. DISCUSIÓN

6.1.- DISCUSIÓN TAXONÓMICA GENERAL

En el apartado “Resultados Taxonómicos” se ha incluido una discusión tras la descripción de cada especie. En esta “Discusión Taxonómica General” se intenta ofrecer una visión global, que resalte los resultados y problemas más importantes.

Un aspecto que puede destacarse tras el estudio de los tardígrados de la Sierra de Guadarrama es el gran tamaño corporal que exhiben, respecto a lo encontrado en otras referencias y lo discutido con otros especialistas. La determinación de las causas, ecológicas o evolutivas, de este hecho constituye un aspecto interesante a abordar en el futuro.

También habría que resaltar la gran variabilidad que se ha encontrado entre los tardígrados de la Sierra en cuanto a, principalmente, estructuras de las uñas o relacionadas con ellas, como, por ejemplo, la presencia o la ausencia de barreras cuticulares (encontradas en este trabajo en especies donde no se habían descrito) o los tipos de márgenes de las lúnulas. También hay estructuras del aparato bucofaríngeo que presentan cierta variabilidad intraespecífica, pero en menor grado y en un número menor de especies (por ejemplo, la presencia o la ausencia de *septula* dentro del bulbo faríngeo). Es posible que la elevada variabilidad morfológica en estructuras de las diplouñas se deba a que éstas se encuentran en constante contacto con el medio y según varíe éste, y sus cualidades, el tardígrado necesitará de unas u otras características para mantenerse o moverse por el sustrato. Sin embargo, las estructuras asociadas con el aparato bucofaríngeo pueden parecer más constantes, ya que dependen del tipo de alimentación del tardígrado, que es la misma entre los representantes de una especie. Por último, comentar la poca idoneidad de la presencia o la ausencia de las manchas oculares como carácter con valor en las identificaciones, ya que, al menos en este trabajo, ha presentado gran variabilidad intraespecífica, muy probablemente, porque las sustancias que se utilizan para hacer las preparaciones microscópicas con los tardígrados pueden destruirlas.

La identificación de las especies del *phylum* Tardigrada resulta compleja debido al escaso número de caracteres con valor taxonómico que exhiben estos animales. Además, algunos de estos caracteres son, en ocasiones, difíciles de observar, debido a la preparación que requieren y a la orientación de la misma, lo que incrementa los problemas para su identificación. Probablemente a raíz de estos dos aspectos sea por lo que han surgido

numerosos debates taxonómicos, como ya se ha podido ver en los resultados, que los especialistas en el grupo no han conseguido solucionar todavía. En esta memoria, y con las especies que han aparecido en la Sierra, se han encontrado dos grandes problemas: uno concierne a los grupos de especies del género *Macrobiotus* (grupos *hufelandi*, *rich-terse* y *tenuis*) y el otro se refiere a la serie *blumi-canadensis*.

Respecto a la primera cuestión, habría que destacar el hecho de que las diferencias entre muchas de las especies que componen estos grupos se suelen basar en las características morfológicas de los huevos, puesto que los ejemplares adultos son idénticos o casi idénticos (ya que se diferencian por características sutiles o la variabilidad de dichos caracteres solapa entre las especies que se parecen). Por un lado, surge la cuestión de hasta qué punto dichos caracteres morfológicos en los huevos son homogéneos dentro de la especie (cuando en este trabajo se han encontrado en una misma muestra morfotipos de huevos, descritos y no descritos, pertenecientes a uno de estos grupos de especies) o son resultado de una adaptación poblacional a los distintos sustratos (ya que parece que la finalidad de las estructuras salientes de los huevos es mantenerlos sujetos al sustrato una vez que la hembra los expulsa). Por otro lado, habría que preguntarse acerca de la utilidad de los caracteres de los huevos para las identificaciones, cuando éstos no se ponen dentro de la exuvia, ya que es difícil determinar una relación inequívoca entre adulto y huevos y, si aparecen huevos de más de una teórica especie con adultos idénticos, es muy difícil determinar qué individuos pertenecen a cada especie.

Las características que determinan el estatus de especie, entre los representantes de la serie *blumi-canadensis*, acaparan el segundo bloque de problemas en este grupo. En el caso de la serie *blumi-canandensis* parece que son el tipo de apéndices y su localización, pero, de nuevo, hay morfotipos dentro de cada especie que solapan con morfotipos de las otras especies del grupo, como ya se ha comentado en el apartado Resultados. A este respecto existe un debate abierto, que ya se ha expuesto con anterioridad. De hecho, parece que ninguno de los especialistas que han discutido y publicado sobre el tema (Marcus, 1936; Maucci, 1979; Binda y Guglielmino, 1982; Ramazzotti y Maucci, 1983) están conformes con mantener a los taxones de la serie *blumi-canandensis* como especies separadas. Quizá el origen de la cuestión sea haber seleccionado los apéndices sobre las placas de la cutícula como caracteres que definen especies, cuando éstos presentan una gran variabilidad intraespecífica.

La búsqueda de una solución para ambos problemas (correspondencia inequívoca

entre huevos y adultos en los grupos del género *Macrobiotus* y la determinación de sinónimas o no entre las especies de la serie *blumi-canadensis*) podría encontrarse a través de estudios moleculares y embriológicos que ayudasen a discernir: por un lado, hasta qué punto la morfología de los huevos de los grupos de *Macrobiotus* es característica de cada especie o es resultado de una adaptación poblacional al ambiente y, por otro lado, si la presencia o ausencia de los apéndices y su forma responde a un proceso de desarrollo embriológico o si se trata de un carácter variable sin valor para identificar las especies.

6.2.- EL PHYLUM TARDIGRADA EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

La revisión realizada en este trabajo y en el artículo de Guil (2002) sobre los tardígrados en la Península Ibérica e islas Baleares y Chafarinas pone de manifiesto el escaso estudio a que se ha sometido al *phylum* Tardigrada, como muchos otros taxones de invertebrados, en este área geográfica. El carácter esporádico en el estudio de los tardígrados en la Península Ibérica ha producido, además, unos resultados con gran sesgo tanto geográfico (Portugal está más muestreada que España), como ecológico (se han estudiado principalmente musgos en detrimento de los otros medios donde se pueden encontrar tardígrados, como por ejemplo, el medio marino, los medios acuáticos dulceacuícolas o los intersticiales) (Guil, 2002). Resultado de todo ello son unos datos de difícil tratamiento estadístico que apuntan a la existencia de una elevada diversidad específica aún por conocer.

Un resultado que hay que destacar es la mayor diversidad de especies en España frente a Portugal incluso teniendo en cuenta que se han estudiado 1,3 veces más localidades en el país luso (Guil, 2002). Un aspecto que hay que tener en cuenta a este respecto, es que en España se han estudiado más medios, por ejemplo, el medio marino (aunque esporádicamente), que no se ha trabajado en Portugal. Además, entre ambos países hay una gran diferencia respecto a la superficie que ocupan: España es 5,5 veces mayor que Portugal (504.750 vs 89.743 km²). Sin embargo, uno de los puntos de muestreo de mayor diversidad en la Península Ibérica se localiza en Andorra que tiene una superficie de sólo 468 km². Quizá más que una cuestión de mayor o menor extensión geográfica, influye la variedad paisajística o la historia evolutiva que hayan sufrido las diferentes zonas. La mayor diversidad de especies en España dentro de la Península Ibérica, que se desprende del estudio de Guil (2002), presenta a este país como un buen candidato del

que obtener interesantes resultados de biodiversidad, favorecido por la gran variedad y diversidad de paisajes de las distintas unidades geográfico-históricas.

Quizá uno de los futuros objetivos, con respecto a este *phylum*, podría ser ampliar el estudio de los medios en Portugal (sería muy interesante estudiar el medio marino, por ejemplo) y en España extender tanto la superficie de estudio (sobre todo las zonas menos estudiadas, como por ejemplo, Extremadura, Castilla León y el norte de Andalucía), como los medios analizados.

6.3.- DATOS FILOGENÉTICOS Y FENÉTICOS

En este apartado se va a dar una visión general de los resultados por nivel taxonómico estudiado, se van a comparar y discutir los resultados entre los distintos niveles taxonómicos, así como la adecuación de los cladogramas y fenogramas obtenidos a la clasificación actual y a las opiniones de los distintos especialistas. Respecto a este último punto, hay que resaltar la escasez de publicaciones en las que se discuta, aunque solo sea verbalmente, acerca de la evolución de los distintos grupos, sobre todo respecto a la clase Eutardigrada, sobre la que no se ha realizado una aproximación filogenética con metodologías informáticas hasta la fecha.

6.3.1.- Familias del *phylum* Tardigrada

Los mejores resultados del análisis filogenético, considerando como tales los árboles más cortos y/o mejor resueltos, de las familias del *phylum* Tardigrada, son los obtenidos con el algoritmo exacto *branch-and-bound* y mediante la inferencia Bayesiana, ambos empleando el fósil cámbrico como grupo externo (Figuras 5.4.2, 5.4.10 y 5.4.11). Los dos tipos de tratamientos ofrecen relaciones muy parecidas entre las familias, aunque los árboles bayesianos están menos resueltos que los exactos. Este hecho hace que los árboles “exactos” y los bayesianos difieran dentro de la clase Heterotardigrada, al menos en el sentido de que las propuestas obtenidas a través de los análisis bayesianos no apoyan, pero tampoco rechazan las relaciones procedentes de los tratamientos de parsimonia. Ambos resultados confirman la monofilia de las tres clases de Tardigrada (Heterotardigrada, Mesotardigrada y Eutardigrada) de la clasificación actual (Tabla 4.6.1), al igual que los órdenes, Apochela y Parachela de Eutardigrada y Echiniscoidea de Heterotardigrada. Estas mismas conclusiones también son confirmadas por los análisis fenéticos, es decir, tienen un apoyo tanto genealógico como por similitud y diferen-

cia global jerarquizada, ya que el análisis MDS (Figura 5.4.18), de similitud sin jerarquización, no diferencia claramente los órdenes aunque sí las clases.

Tradicionalmente, las clases Heterotardigrada y Eutardigrada se han diferenciado por ser armadas o no armadas, respectivamente (Ramazzotti y Maucci, 1983; Nelson, 1991b), pero los árboles filogenéticos obtenidos en este trabajo (Figuras 5.4.2, 5.4.10 y 5.4.11) indican que éste es un carácter homoplásico dentro de Heterotardigrada y que, por tanto, no se debería usar si atendemos a las relaciones filogenéticas. Los otros caracteres que se han utilizado para clasificar las clases de Tardigrada, a saber, la presencia del cirro A y de papilas cefálicas, el tipo de uñas y de aparato bucofaríngeo, son los que definen filogenéticamente las clases del *phylum* en este trabajo. Los caracteres “cirro lateral A” y “tipo de uñas” son sinapomorfias que definen la clase Eutardigrada, por un lado, y el clado Mesotardigrada-Heterotardigrada, por otro. Sin embargo, las papilas bucales presentan homoplasia en la clase Heterotardigrada, la clase Mesotardigrada y el orden Apochela (Eutardigrada), al igual que el tipo de aparato bucofaríngeo en las clases Eutardigrada y Mesotardigrada. Existe, respecto al carácter “tipo de aparato bucofaríngeo”, una contradicción entre el análisis de compatibilidad, que lo considera compatible, sin homoplasia, y los análisis filogenéticos, donde es homoplásico. El estatus morfológico de la clase Mesotardigrada, con una morfología intermedia entre Heterotardigrada y Eutardigrada, lo sitúa junto a Heterotardigrada en los árboles filogenéticos y en los fenéticos, salvo en el árbol obtenido con el análisis NJ con OUT 0 como grupo externo (Figura 5.4.13), donde aparece junto a Eutardigrada, y en el análisis MDS, donde se confirma dicho estatus morfológico intermedio (Figura 5.4.18). En resumen, la clase Mesotardigrada presenta una morfología intermedia entre Heterotardigrada y Eutardigrada, pero genealógicamente se encuentra relacionado con Heterotardigrada. De todos modos, la determinación de ese estatus intermedio de Mesotardigrada se debería corroborar con el estudio de más caracteres e, incluso, con análisis moleculares; aunque dicho trabajo tendrá que esperar a la aparición de nuevos ejemplares de la clase Mesotardigrada, puesto que, como ya se ha mencionado, la localidad y el material tipo se perdieron en un terremoto.

El orden Arthrotardigrada (Heterotardigrada) no es monofilético en ninguno de los análisis filogenéticos. De hecho, de todos los análisis efectuados en este trabajo, las familias del orden Arthrotardigrada (Halechiniscidae, Archechiniscidae, Batillipedidae, Coronarctidae, Stygarctidae y Renaudarctidae) sólo aparecen en un mismo grupo con el

análisis fenético UPGMA, tanto el realizado con el índice de similitud (Gower) como con el de diferencia (diferencia media de los caracteres) (Figuras 5.4.14, 5.4.15 y 5.4.16), y con el análisis NJ (con OUT 0 como grupo externo) (Figura 5.4.13). Por el contrario, los análisis filogenéticos cladísticos (exactos y Ratchet) presentan unas relaciones internas de la clase Heterotardigrada distintas (Figuras 5.4.2, 5.4.4, 5.4.5 y 5.4.7), que también aparecen en el análisis NJ con el fósil cámbrico como grupo externo (Figura 5.4.12). Las familias de Arthrotardigrada se dividen en dos grupos: por un lado, Stygarctidae y Coronarctidae y, por otro lado, Echiniscidae, Renaudarctidae, Halechiniscidae y Batillipedidae, y no sólo eso, sino que este último clado es grupo hermano de las familias del orden Echiniscidae y no del clado Stygarctidae+Coronarctidae. El orden Echiniscidae permanece en cualquier caso como grupo monofilético.

Tradicionalmente, el orden Arthrotardigrada se ha definido por presentar cirro mediano y tener las uñas sobre dígitos o sobre la propia pata, frente al orden Echiniscoidea, definido por no presentar cirro mediano y tener las uñas sobre papilas. Los resultados filogenéticos de este trabajo muestran, sin embargo, que el cirro mediano es homoplásico y aparece entre dos clados de Heterotardigrada (por un lado, Stygarctidae y Coronarctidae y por otro, Echiniscidae, Renaudarctidae, Halechiniscidae y Batillipedidae), y que la sinapomorfía que relaciona las familias de Heterotardigrada tiene relación con la localización de las uñas: por un lado, presentarlas directamente sobre la pata (Stygarctidae y Coronarctidae), y por otro, tenerlas sobre algún tipo de estructura de la pata, bien sobre papilas (las familias del orden Echiniscoides), o sobre bien dígitos (Echiniscidae, Renaudarctidae, Halechiniscidae y Batillipedidae). En definitiva, no parece que la distinción entre los órdenes de Heterotardigrada se haya realizado en base a la evolución de los caracteres, si se atiende a los resultados filogenéticos de este trabajo.

Los órdenes de la clase Eutardigrada, Apochela y Parachela, son monofiléticos cuando se introduce en el análisis el fósil cámbrico como grupo externo (Figura 5.4.2, 5.4.5 y 5.4.10): con OUT 0 (Figuras 5.4.4, 5.4.7 y 5.4.11) todas las familias de Eutardigrada se encuentran en un mismo clado, pero no se distinguen agrupaciones internas definidas ni repetidas en los diversos análisis. Los análisis UPGMA y NJ (Figuras 5.4.12, 5.4.13, 5.4.14, 5.4.15 y 5.4.16) también apoyan la existencia de los dos órdenes bajo el criterio similitud morfológica. Dichos órdenes se definen por la existencia o no de papilas laterales (presentes en Apochela y ausentes en Parachela) y por tener las

ramas, principal y secundaria, de las diplouñas conectadas (Parachela) o separadas (Apochela). Este último carácter suscitó cierta controversia entre dos grupos de especialistas, los creadores de los órdenes Apochela y Parachela, Schuster *et al.* (1980a), por un lado, y Pilato (1982), por otro. La crítica de Pilato se centró en la definición de los dos órdenes según la separación o conexión de las ramas principal y secundaria de las diplouñas, cuando este carácter es homoplásico dentro del orden Parachela. Sin embargo, parece que la presencia de papilas laterales sí es un carácter apomórfico que define los dos órdenes; por lo tanto, se valida la monofilia de ambos órdenes, según los resultados filogenéticos. Para demostrar si la crítica de Pilato (1982) estaba o no fundada, sería necesario el estudio de las diplouñas de tantos representantes de los distintos géneros del orden Parachela como sea posible, y así determinar también si la inclusión de la separación o conexión entre las ramas de la diplouña es adecuada o no por ser o no un carácter homoplásico.

6.3.2.- Géneros de la clase Eutardigrada

Los mejores resultados filogenéticos del análisis de los géneros de la clase Eutardigrada en cuanto a los índices indicadores presentados, son los obtenidos con la simplicidad de Ratchet, con el fósil *Milnesium swolenskyi* como grupo externo, y los árboles del análisis basado en la inferencia Bayesiana (Figuras 5.4.20, 5.4.37, 5.4.38, 5.4.39 y 5.4.40, respectivamente). Hay que destacar que los árboles consenso del análisis bayesiano son prácticamente iguales entre sí y poco resolutivos (Figuras 5.4.37, 5.4.38, 5.4.39 y 5.4.40). Todos los análisis filogenéticos realizados mantienen la monofilia de los dos órdenes de Eutardigrada, Apochela y Parachela (Figuras 5.4.28, 5.4.20, 5.4.30, 5.4.32, 5.4.39, 5.4.32, 5.4.35, 5.4.37, 5.4.38, 5.4.39 y 5.4.28). La existencia de los órdenes de Eutardigrada, como grupos naturales, se respalda con todos los análisis fenéticos jerarquizados, NJ y UPGMA, y no jerarquizados, MDS (Figuras 5.4.41, 5.4.42, 5.4.44, 5.4.43, 5.4.45, 5.4.46, 5.4.47, 5.4.72 y 5.4.74). La monofilia de las familias de la clase Eutardigrada no genera tanta unanimidad entre los distintos resultados obtenidos. Los resultados bayesianos presentan muy poca resolución dentro del orden Parachela, de hecho sólo apoyan la monofilia de las familias Hypsibiidae y Eohypsibiidae cuando se usa el fósil *Milnesium swolenskyi* y OUT 0 como grupos externos (Figuras 5.4.37 y 5.4.28); si se utiliza el fósil cámbrico o el género *Thermozodium* (Figuras 5.4.38 y 5.4.39), también aparece como monofilética la familia Macrobiotidae.

El árbol consenso de simplicidad de Ratchet (con el fósil *Milnesium swolenskyi*; Figura 5.4.29) confirma la monofilia de todas las familias. También ocurre así con todas las familias en el análisis NJ (Figuras 5.4.41, 5.4.42, 5.4.44 y 5.4.43) y en el análisis UPGMA, basado en diferencias (Figuras 5.4.45, 5.4.64 y 5.4.46), excepto Macrobiotidae, porque el género *Pseudohexapodibius* se une a las familias Calohypsibiidae y Eohypsibiidae, relacionadas por presentar algún estado de reducción en las patas. Los géneros no se relacionan en grupos de similitud morfológica equivalentes a las familias ni en UPGMA, basado en similitudes, ni en MDS (Figuras 5.4.47, 5.4.49, 5.4.50, 5.4.52 y 5.4.53).

Los géneros de la familia Milnesiidae (único integrante del orden Apochela), aparte de formar un grupo monofilético en todos los análisis, siempre aparece en la base del árbol de los géneros de Eutardigrada, hecho que también se comprueba en los análisis filogenéticos de las familias del *phylum* cuando se emplea el fósil cámbrico como grupo externo. Así queda corroborado, mediante análisis filogenéticos, el carácter más primitivo del orden Apochela dentro de la clase Eutardigrada, como habían verbalizado Garey *et al.* (1999). Con relación al resultado obtenido con las familias de Tardigrada, en el análisis de los géneros de Eutardigrada la familia Milnesiidae está apoyada por un número más elevado de caracteres, que en el caso de las familias no se pudieron utilizar debido a que no eran comparables las clases Eutardigrada y Heterotardigrada. Entre estos caracteres están la presencia de una furca tipo *milnesium* y la rama secundaria de las diplouñas bi o tripartida, lo que confirma la monofilia del orden Apochela, a pesar de las reservas de Pilato (1982). Ya se apuntó en el análisis de las familias que Milnesiidae compartía características con miembros de la clase Heterotardigrada, quizá esto sea el reflejo de un dimorfismo ancestral (heredado del antecesor común de ambos).

La familia Macrobiotidae mantiene su monofilia en todos los análisis de parsimonia y en parte de los análisis bayesianos, mientras que en el resto de los análisis esta familia está comprendida en una politomía con todos los géneros de Parachela, excepto los de Hypsibiidae y Eohypsibiidae. En los árboles donde es un grupo monofilético, Macrobiotidae forma parte de una línea evolutiva definida por la sinapomorfía de tener las diplouñas simétricas respecto al plano medio de la pata. Las subfamilia Murrayoninae (formada por los géneros *Murrayon*, *Dactylobiotus* y *Macroversum*) aparece como un clado, pero incluido entre los géneros que formarían la subfamilia Macrobiotinae, por lo que la existencia de ambas subfamilias como grupos monofiléti-

cos, propuesta por Guidetti y Bertolani (2001a y b), no está respaldada por los análisis filogenéticos de este trabajo; habiéndose obtenido el mismo resultado en los análisis fenéticos. Y es que la subfamilia Murrayoninae presenta una sinapomorfia sólida, la presencia de *pillars* en la cutícula, mientras que el resto de los géneros de Macrobiotidae no. Como ya apuntaron Guidetti y Bertolani (2001a y b), es necesaria la ampliación del estudio de la cutícula en más taxones de Macrobiotidae para determinar la presencia o ausencia de *pillars* o de otras estructuras que ayuden a clarificar las relaciones dentro de la familia.

Un género que ha avivado discusiones dentro de Macrobiotidae es *Pseudohexapodibius*, debido a la reducción de las diplouñas a gránulos vestigiales y a la disminución en las patas. A pesar de que hubo dudas sobre su pertenencia a la familia Macrobiotidae (Bertolani y Biserov, 1996), en este trabajo se confirma su inclusión en dicha familia (excepto en los análisis bayesiano con el fósil *Milnesium swolensky* y con OUT 0, y en el de Ratchet con el fósil cámbrico; Figuras 5.4.37, 5.4.28 y 5.4.32), donde su posición aparece resuelta o lo hace como línea independiente, y hay que destacar que suele ser el género más basal del clado. La reducción de las uñas a gránulos vestigiales y la disminución de las patas asemejan este género con otros de la clase que también presentan reducción en las patas y uñas, pero la evolución de caracteres del aparato bucofaríngeo lo sitúan junto a los géneros de Macrobiotidae. Dentro de esta familia, *Calcarobiotus* forma parte de un clado junto a *Macrobiotus* [como ya baticinó Dastych (1993)], *Adorybiotus* y *Richtersius* (Figura 5.4.29), que, además, puede incluir a *Pseudodiphascon*, *genus dubium* según Guidetti y Pilato (2003).

La familia Eohypsibiidae es un grupo monofilético en todos los análisis, incluidos los bayesianos. Se define por los tabiques que separan las tres partes de las diplouñas, la rama principal, la rama secundaria y el tramo común. Siempre aparece en un mismo clado junto a Hysibiidae por una serie de convergencias que en su conjunto son características únicas en el grupo, como tener la diplouñas asimétricas con tramo común y sin que la rama principal y el tramo común formen un continuo. Parece pues que la presencia de tabiques en las diplouñas es una sinapomorfia sólida y estable.

La familia Calohypsibiidae es monofilética en todos los análisis a excepción de los bayesianos (Figuras 5.4.37, 5.4.38, 5.4.39 y 5.4.28). Conforman una línea evolutiva dentro de Parachela, definida por las diplouñas tipo *calohypsibius*, es decir, sin tramo común, y distintos grados de reducción en las patas. Pilato y Beasley (Pilato y Beasley,

1987; Pilato, 1993) propusieron una hipótesis evolutiva verbalizada entre los géneros de Calohypsibiidae, que coincide casi por completo con lo obtenido en este trabajo a partir de los análisis filogenéticos (Figura 5.4.29). Propusieron una primera separación entre *Calohypsibius* (sin lámina ventral en el aparato bucofaríngeo rígido, y sin reducción de patas ni de uñas) y el resto de los géneros. La siguiente divergencia separaría a *Haplomacrobotus* (con reducción de la rama secundaria de las diplouñas en los tres primeros pares de patas) del resto. A continuación se dividirían los géneros con reducción de uñas en el cuarto par de patas: por un lado *Parhexapodibius* (con el cuarto par de patas reducidas) y por otro, los que no tienen uñas en el cuarto par de patas, *Hexapodibius* (con diplouñas muy pequeñas en los tres primeros pares de patas) y *Haplohexapodibius* (que pierde la rama secundaria de las diplouñas). Los análisis filogenéticos de este trabajo difieren únicamente en la posición relativa de los tres últimos géneros. De estos tres géneros, con reducción de uñas en el cuarto par de patas, primero divergería *Haplohexapodibius* (en una línea evolutiva en la que se pierde la rama secundaria de las diplouñas), y luego los dos géneros que mantienen la rama secundaria, *Hexapodibius* (con diplouñas muy pequeñas en los tres primeros pares de patas) y *Parhexapodibius* (con el cuarto par de patas reducidas). En este caso, como en todos los análisis filogenéticos de este trabajo, son las características de las diplouñas las que determinan las sinapomorfias y con ellas la evolución y las relaciones filogenéticas.

La familia Hypsibiidae aparece en todos los análisis filogenéticos como grupo monofilético (Tabla 4.6.2). Dentro de Hypsibiidae se forman dos clados según el tipo de diplouñas internas que tengan: *hypsibius* o *isohypsibius* (el tipo *eremobiotus* se podría considerar un tipo especial de uña *isohypsibius*). Uno de los clados (Clado 1 de Hypsibiidae) contiene todos los géneros con las diplouñas internas tipo *hypsibius*, formado por los géneros *Acutuncus*, *Ramazzottius*, *Hypsibius*, *Paradiphascon*, *Diphascon* (incluidos los dos subgéneros), *Hebesuncus*, *Platicrista*, *Mesocrista*, *Parascon*, *Itaquascon* y *Astatumen*. El otro clado (Clado 2 de Hypsibiidae) está compuesto por los géneros que tienen las diplouñas internas tipo *isohypsibius* o *eremobiotus*, que son *Isohypsibius*, *Eremobiotus*, *Doryphoribius*, *Thulinus*, *Pseudobiotus*, *Ramajendas* y *Halobiotus*. Aunque este último clado sólo aparece en los análisis de simplicidad de Ratchet con el fósil *Milnesium swolensky* como grupo externo y en todos los heurísticos (Figuras 5.4.20, 5.4.28, 5.4.20, 5.4.30 y 5.4.32). Hay que descartar el hecho de que la definición de ambos clados se base en las diplouñas internas, puesto que quizá sean un

carácter más conservativo, al estar más protegidas del contacto con el entorno, respecto de las diplouñas externas en constante contacto e interacción con el medio y, por tanto, más expuestas a cambios. El género *Mixibius* aparece en el análisis de simplicidad de Ratchet (con el fósil *Milnesium swolensky*; Figura 5.4.20) como grupo hermano del Clado 1 de Hypsibiidae (diplouñas internas tipo *hypsibius*), cuando éste las tiene tipo *isohypsibius*, mientras que en los otros análisis de simplicidad de Ratchet (Figuras 5.4.32, 5.4.35 y 5.4.37) está incluido en el segundo clado (diplouñas internas tipo *isohypsibius*) formando una politomía, y en los análisis heurísticos (Figuras 5.4.28, 5.4.30 y 5.4.32) forma una tercera opción dentro de la familia Hypsibiidae, no definiendo sus relaciones con ninguno de los dos clados mencionados. Quizá la explicación de esta inestabilidad se encuentre en la morfología de los AIME (que presenta numerosas convergencias a lo largo de los árboles filogenéticos), ya que los géneros del primer clado la tienen con forma de gancho, simétrico o asimétrico, o de anillo plano, mientras que los del segundo clado la tienen con forma de gancho dorsal o de cresta. El género *Mixibius* (Pilato, 1992) a pesar de tener ambas diplouñas, externa e interna, tipo *isohypsibius* (Clado 2 de Hypsibiidae), presenta unos AIME con forma de gancho asimétrico no abrupto (Clado 1 de Hypsibiidae). En este caso, a diferencia de los otros grupos, sería un carácter del aparato bucofaríngeo el que determinase su ubicación.

Las subfamilias de la familia Hypsibiidae, Itaquasconinae e Hypsibiinae, no aparecen como grupos diferenciados más que en los análisis NJ (Figuras 5.4.41, 5.4.42, 5.4.44 y 5.4.43), donde los géneros *Acuntuncus* y *Mixibius* aparecen en un grupo aparte. En los análisis filogenéticos el problema es que los géneros *Hypsibius*, *Ramazzottius* y *Acuntuncus* que pertenecen a la subfamilia Hypsibiinae, se encuentran en el primer clado con los géneros de la subfamilia Itaquasconinae. Los caracteres de las diplouñas en los nodos basales son los que tienen información filogenética, según el presente estudio. Por tanto, van a definir las relaciones de la familia Hypsibiidae, en contraposición a la utilización de las características del aparato bucofaríngeo para las determinaciones taxonómicas (Pilato, 1987). De ahí que no coincidan exactamente la clasificación taxonómica y la recuperación de la historia evolutiva.

En cualquiera de los dos casos, parece necesario un estudio profundo de las relaciones internas de la familia Hypsibiidae (revisión de los caracteres utilizados en este trabajo y búsqueda de más caracteres homólogos entre los representantes de la familia) que clarifiquen, por un lado, si las subfamilias de la clasificación actual (Hypsibiinae e

Itaquasconinae) son monofiléticos y, por otro lado, si se mantienen los dos clados encontrados en este trabajo (Clados 1 y 2 de Hypsibiidae), y que se definen por el tipo de diplouñas internas, así como la ubicación y relaciones del género *Mixibius* con el resto de taxones de Hypsibiidae.

Dos géneros particulares dentro de Hypsibiidae son *Ramajendas* y *Halobiotus*. Ambos forman un clado que puede estar dentro del Clado 2 de Hypsibiidae, definido por diplouñas internas tipo *isohypsibius*, o no definir sus relaciones con los otros integrantes de la familia. La posición filogenética de *Halobiotus*, un género marino adaptado secundariamente (Kristensen, 1982a), ha causado numerosas discusiones, por la similitud de sus diplouñas a las de tipo *isohypsibius* (Pilato, 1969a y b; Bertolani, 1982), por un lado, y por la semejanza de su aparato bucofaríngeo al de los eutardígrados con lámina ventral (Macrobiotidae) (Schuster *et al.*, 1980a), por otro. En los resultados de este trabajo queda patente la prioridad de los caracteres de las diplouñas frente a los del aparato bucofaríngeo en las relaciones supragenéricas, y de ahí la ubicación de *Halobiotus* dentro de la familia Hypsibiidae.

El género *Parascon*, en contra de lo que dijeron sus autores (Pilato y Binda, 1987a) aparece en un mismo clado con *Mesocrista* y *Platicrista* (por tener los AIME con forma de anillo ancho y plano), pero parece ser grupo hermano de *Astatumen* e *Itaquascon*, según los resultados de este trabajo. Relacionado con estos cuatro géneros está *Hebesuncus* que, a pesar de lo propuesto por Pilato (1987) parece más cercano a *Mesocrista* y *Platicrista* que a *Diphascon* (Figura 5.4.20). En este caso, los clados se definen por características de estructuras del aparato bucofaríngeo, al establecer relaciones entre taxones terminales.

Otro grupo de géneros de la familia Hypsibiidae que se mantiene en todos los análisis es el formado por *Diphascon* (ambos subgéneros, *Diphascon* y *Adropion*) y *Paradiphascon*, como ya apuntó Dastych (1992); a pesar de que *Paradiphascon* tiene características comunes a *Diphascon* y *Hebesuncus* (AIME con forma de gancho), *Diphascon* (cutícula arrugada alrededor de la apertura bucal), *Halobiotus* (órganos sensoriales con forma de judía) y Macrobiotidae y Milnesiidae (lamelas bucales).

Se conforma que Necopinatidae, formada por un único género, es una familia independiente, tal y como la definieron Ramazzotti y Maucci (1983). Se ubica entre las familias Microhypsibiidae y Calohypsibiidae, o entre el género *Apodibius* y la familia Calohypsibiidae; el mismo patrón que aparece en los resultados de las familias de

La familia Microhypsibiidae es monofilética en todos los análisis de parsimonia (excepto en los análisis bayesianos; Figuras 5.4.37, 5.4.38, 5.4.39 y 5.4.28). Se relaciona con las familias Macrobiotidae y Calohypsibiidae, o con Necopinatidae y Eohypsibiidae. Sin embargo, en los análisis de las familias de Tardigrada aparece junto a Calohypsibiidae, Hypsibiidae o Eohypsibiidae.

El género *Apodibius*, considerado *incertae sedis* en la clasificación actual (Tabla 4.6.2), se encuentra como un clado basal, independiente, dentro del orden Parachela, en todos los análisis filogenéticos (excepto en el bayesiano con el fósil *Milnesium swolensky* como grupo externo; Figura 5.4.37), siendo sus grupos hermanos Macrobiotidae o Calohypsibiidae. Su desubicación respecto a las familias de Eutardigrada en la clasificación actual se debe a la pérdida de las uñas y la reducción de las patas, que eliminan los criterios actualmente aceptados para la taxonomía en la clase Eutardigrada (Dastych, 1983). Por esta razón *Apodibius* puede situarse en tres sistemas según Dastych (1983):

- (1) en Necopinatidae por la reducción de las patas pero no de uñas,
- (2) en Macrobiotidae por presentar lámina ventral en un aparato bucofaríngeo rígido, y
- (3) en Calohypsibiidae, por los distintos grados de reducción de uñas y patas en los distintos géneros de la familia.

Los análisis filogenéticos de este estudio sitúan a *Apodibius*:

- (i) dentro del orden Parachela pero en una línea evolutiva aparte, lo que respaldan parte de los análisis fenéticos UPGMA basado en las diferencias (Figuras 5.4.45 y 5.4.46);
- (ii) la otra parte de los análisis fenéticos UPGMA lo consideran similar a Milnesiidae y por eso están en un mismo grupo (Figura 5.4.45);
- (iii) permanece dentro de la familia Macrobiotidae, por presentar el mismo tipo de aparato bucofaríngeo (opción 2 de Dastych, 1983), en los análisis NJ (Figuras 5.4.41, 5.4.42, 5.4.44 y 5.4.43); y,
- (iv) los análisis fenéticos UPGMA de similitud (Figura 5.4.47) colocan a *Apodibius* junto a *Necopinatum* en un mismo grupo, por no tener diplouñas en los tres primeros pares de patas (opción 1 de Dastych).

En conclusión, la primera hipótesis de Dastych (1993) tiene un apoyo fenético por similitud, la segunda hipótesis la respalda un análisis de similitud morfológica (NJ), y la

tercera hipótesis no aparece en ninguno de los análisis efectuados. Los análisis filogenéticos de este trabajo sugieren la creación de un nuevo grupo taxonómico, una familia, para el género *Apodibius* (definido por la sinapomorfia: sin uñas en las patas), de la misma forma que para *Necopinatum* (uñas con forma de pinza) se estableció la familia Necopinatidae. Una posibilidad que no se habían planteado hasta ahora, y que, sin embargo, tiene un precedente en la familia Necopinatidae.

En resumen, la clasificación actual de los géneros de la clase Eutardigrada en familias (Tabla 4.6.2) aparece reflejada tanto en parte de los análisis filogenéticos, como en la mayoría de los fenéticos, es decir, que presenta un cierto apoyo genealógico y de similitud morfológica. En el momento que se analizan las subfamilias, pierden el apoyo filogenético, manteniendo el fenético, o incluso pierden éste último. Quizá porque mientras que los caracteres de las uñas definen las familias según los análisis filogenéticos en este trabajo, las relaciones por debajo de este nivel ni quedan claras, ni existe unanimidad en cuanto al tipo de caracteres que intervienen. Ello sugiere un estudio más profundo de los caracteres analizados en este trabajo y la búsqueda de nuevas características homólogas que ayuden a esclarecer sus relaciones filogenéticas. Los resultados del análisis fenético jerarquizado (UPGMA) y al análisis fenético sin jerarquizar (MDS), se distancian mucho de la clasificación actual. Los resultados del análisis filogenético bayesiano son muy particulares, porque, a diferencia de los análisis filogenéticos de parsimonia, presentan numerosas politomías, no despejando, por tanto, muchas de las dudas existentes. El árbol filogenético de simplicidad de Ratchet (Figura 5.4.20), el de mejores resultados parsimónicos, muestra que en la clase Eutardigrada hay dos líneas evolutivas basales que diferencian los dos órdenes de la clase. El orden Parachela, a su vez, presenta otras dos líneas: una con *Apodibius*, sin diplouñas pero con aparato bucofaríngeo rígido y con lámina ventral (que es lo que lo incluye en el orden Parachela) y diversas líneas evolutivas que surgen con las distintas familias, según las características de las diplouñas:

- (1) diplouñas con forma de pinza (Necopinatidae),
- (2) diplouñas asimétricas sin tramo común (Calohypsibiidae),
- (3) diplouñas asimétricas con la rama principal y el tramo común formando un continuo (Microhypsibiidae),
- (4) diplouñas simétricas con tramo común (Macrobiotidae),
- (5) diplouñas asimétricas con tabiques entre la rama principal, la rama secundaria y el tramo común (Eohypsibiidae), y
- (6) diplouñas asimétricas con conexión flexible entre las ramas principal y secundaria (Hypsibiidae).

Los caracteres que definen los clados basales están, en su mayoría, relacionados con las diplouñas, quizá por su condición de conservativas según Pilato (1969a y b y 1982; Bertolani y Pilato, 1989) y suelen constituir las sinapomorfias que definen los distintos clados. Los órganos sensoriales pueden igualmente representar sinapomorfias que definan clados, pero de ramas terminales (por ejemplo, el clado formado por *Diphascon* y *Paradiphascon*), o, en su mayoría, ser homoplásicos en distintas líneas evolutivas (por ejemplo, los *papulae* que están en géneros de las familias Calohypsibiidae, Macrobiotidae e Hypsibiidae). El aparato bucofaríngeo ha sufrido numerosas convergencias, presentándose el morfotipo rígido y el flexible o el tipo *Diphascon*, tanto en la línea evolutiva Macrobiotidae como en la Hypsibiidae, las dos líneas con mayor representación, hecho que ya planteó Pilato (1969a y b y 1987) y apoyaron otros autores (Dastych, 1992). De hecho, la esclerificación en espiral de tubo bucal también se produce en los insectos y en los traqueidos de varias plantas; ¿por qué no en distintas líneas evolutivas dentro de Tardigrada (Pilato, 1987a y b)? Lo mismo pasa con otros caracteres como la presencia de lámina ventral, la morfología de los apéndices de inserción de los músculos de los estiletes (AIME), o con la morfología de la furca de los estiletes. Pilato y Binda (1987a) ya apuntaron la posibilidad de convergencia en la adquisición de aparato bucofaríngeo flexible dentro de Hypsibiidae, lo mismo que apuntó Kristensen (1987) para la familia Echiniscidae (Heterotardigrada). Por otro lado, existe cierto grado de controversia entre el análisis de compatibilidad y los análisis filogenéticos respecto a la homoplasia de varios caracteres. Por ejemplo, en el análisis de compatibilidad el aparato bucofaríngeo, el tipo de huevos y la reducción en las patas, son caracteres sin homoplasia, mientras que en los análisis filogenéticos presentan homoplasia en distintas líneas evolutivas.

La propuesta que Schuster *et al.* (1980a) verbalizaron sobre los géneros de la clase Eutardigrada, con los géneros y familias existentes en aquel entonces (Milnesiidae, Calohypsibiidae, Hypsibiidae y Macrobiotidae) se basa en las características del aparato bucofaríngeo, a diferencia de lo propuesto en el presente estudio, donde las características de las diplouñas (como defendía Pilato, 1969a, b y c y 1982) serían las que proporcionan las sinapomorfias que determinan las distintas agrupaciones. De esta forma Schuster *et al.* (1980a) crearon los dos órdenes de Eutardigrada, Apochela y Parachela, y dentro este último orden establecieron dos líneas evolutivas, una línea con el aparato bucofaríngeo con lámina ventral (donde incluían los géneros de las familias

Macrobiotidae y Calohypsibiidae) y otra línea con el aparato bucofaríngeo sin lámina ventral (con los géneros de las familias Hypsibiidae y Necopinatidae). Como ya se ha comentado en este estudio, los caracteres que definen las familias son los de las diplouñas, mientras que las características del aparato bucofaríngeo o son convergencias en las distintas líneas evolutivas (por ejemplo, la presencia de lámina ventral) o definen clados terminales (por ejemplo, la presencia de *listerelle* en el bulbo faríngeo).

La propuesta evolutiva que formuló Pilato (1969a, b y c, 1982), respecto a los géneros de la clase Eutardigrada, con los taxones que se consideraban entonces (Milnesiidae, Calohypsibiidae, Hypsibiidae y Macrobiotidae), incluía las siguientes consideraciones: (1) la familia Milnesiidae era basal en el cladograma de la clase Eutardigrada, lo que se apoya con todos los análisis filogenéticos efectuados en este trabajo y (2) las familias Hypsibiidae y Calohypsibiidae eran grupos hermanos y junto a ellos estaba la familia Macrobiotidae. Estos últimos resultados se confirman con el mejor árbol de parsimonia (Figura 5.4.20), pero no en otros de los resultados filogenéticos como los árboles de los análisis heurísticos con *Thermozodium* y OUT 0 como grupos externos (Figuras 5.4.30 y 5.4.32), ni en los otros tres análisis de simplicidad de Ratchet (Figuras 5.4.32, 5.4.35 y 5.4.37).

La familia Hypsibiidae fue dividida en Hypsibiinae e Itaquasconinae según si tenía aparato bucofaríngeo rígido o con esclerificación en espiral (flexible o de tipo *Diphascon*) (Pilato, 1969b). En este trabajo dicha división se establece en base a las características de las diplouñas internas de las patas (tipo *hypsibius* o tipo *isohypsibius*) y a la morfología de los apéndices de inserción de los músculos de los estiletes (AIME), con lo que surgen ligeras diferencias respecto a lo que propuso Pilato, que involucran a los géneros *Hypsibius*, *Ramazzottius*, *Mixibius* y *Acutuncus*. Quizá todo ello sea consecuencia de que Pilato (1969b-c) analizó la clase Eutardigrada cuando aún tenía cuatro familias y 20 géneros, mientras que ahora se cuenta con siete familias y 49 géneros (Tabla 4.6.2); un aumento de información evolutiva que puede ser la causa de las diferencias entre los resultados de Pilato y los del presente estudio. Sí se confirma la existencia de cuatro líneas evolutivas (Pilato, 1969c, 1982) que coinciden con las cuatro familias existentes en ese momento, a las que se han añadido otras tres familias, constituyendo un total de 7 líneas evolutivas diferentes. Pilato (1969b) estableció estas líneas en base a la simetría de las diplouñas respecto al plano medio de la pata y a la conexión de las ramas, principal y secundaria. Los diversos análisis efectuados en este trabajo

sugieren que los caracteres informativos son, efectivamente, las características de las diplouñas que Pilato sugirió, además de otros caracteres, como por ejemplo, la presencia o no de tramo común y la forma de las diplouñas, que caracterizan los distintos tipos de diplouñas en la clase Eutardigrada, que han ido apareciendo con el descubrimiento de nuevos géneros y familias.

Queda patente que la información evolutiva contenida en la morfología de las diplouñas define distintos clados dentro de la clase Eutardigrada. En la Figura 6.3.1 se presenta un esquema de las hipótesis filogenéticas para los géneros de Eutardigrada propuestas en esta memoria según los mejores resultados cladísticos, así como la representación de la morfología de las diplouñas que definen los clados. De todas formas, sería necesaria la revisión de los caracteres analizados en este trabajo, sobre todo en aquellos taxones estudiados a través de la bibliografía, y la búsqueda de más caracteres.

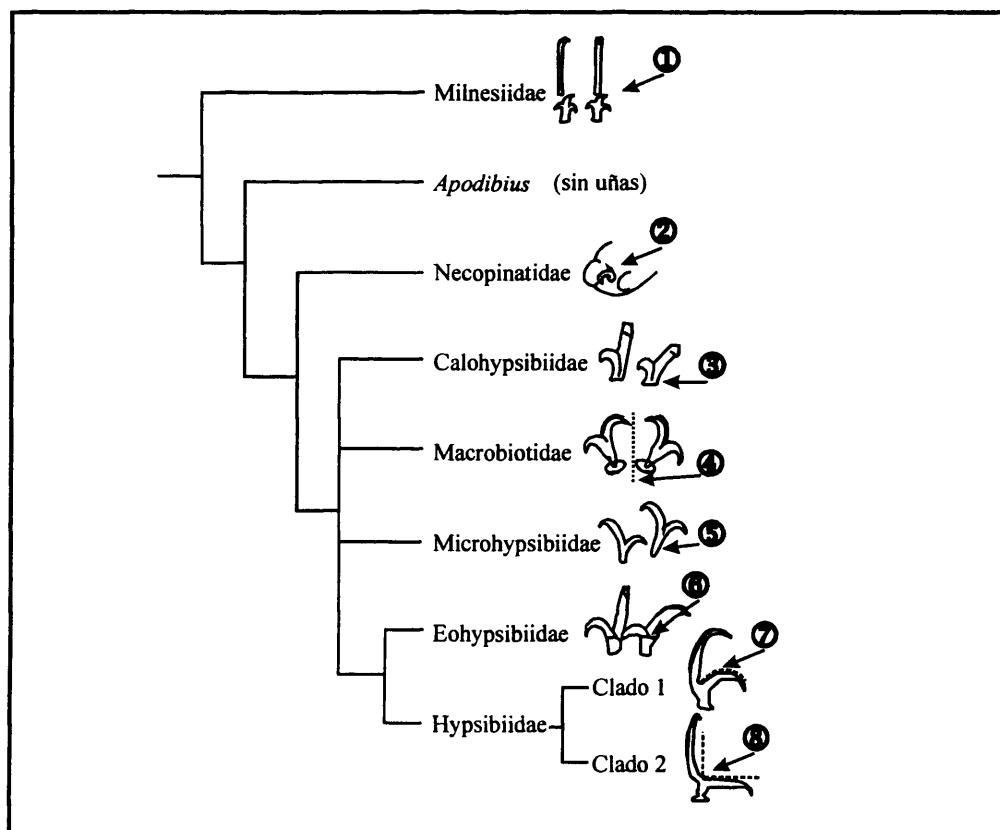


Figura 6.3.1: Esquema de las hipótesis filogenéticas entre los géneros de la clase Eutardigrada, propuestas en esta memoria según los mejores resultados cladísticos. Para cada clado se representa la morfología de las diplouñas que lo define. (1) diplouñas separadas; (2) uñas con forma de pinza; (3) diplouñas asimétricas sin tramo común; (4) diplouñas simétricas; (5) diplouñas asimétricas en las que la rama principal y el tramo común forma un continuo; (6) presencia de tabique entre las tres partes de la diplouña; (7) conexión entre rama principal y secundaria flexible y con perfil curvado; y (8) conexión entre rama principal y secundaria flexible y con perfil recto.

6.3.3.- Especies ibéricas de la clase Eutardigrada

Los análisis filogenéticos de las especies ibéricas de la clase Eutardigrada, que han mostrado mejores ajustes (Tabla 5.4.4), son el árbol de simplicidad de Ratchet, con el fósil *Milnesium swolenskyi* como grupo externo (Figura 5.4.55) y los árboles obtenidos con la inferencia Bayesiana (Figuras 5.4.66, 5.4.67 y 5.4.68). Hay que destacar que los árboles consenso del análisis bayesiano son poco resolutivos y prácticamente iguales entre ellos; sólo se diferencian en considerar a la familia Milnesiidae como grupo monofilético o no y en la posición que ocupan las especies de la familia Calohypsibiidae (en la base de los géneros del orden Parachela o en un clado no totalmente resuelto junto a Macrobiotidae) (Figuras 5.4.66, 5.4.67, y 5.4.68). Todos los análisis filogenéticos realizados mantienen la monofilia de los dos órdenes de Eutardigrada, Apochela y Parachela (Figuras 5.4.61, 5.4.63, 5.4.65, 5.4.55, 5.4.57, 5.4.59, 5.4.67 y 5.4.68) excepto el análisis bayesiano con el fósil *Milnesium swolenskyi* como grupo externo (Figura 5.4.66), que no resuelve las relaciones en Apochela. La existencia de los órdenes de Eutardigrada se ve respaldada con los resultados de los análisis fenéticos de NJ y MDS (Figuras 5.4.72, 5.4.73, 5.4.74 y 5.4.112). Sin embargo, la monofilia de las familias y los géneros ibéricos de la clase Eutardigrada no generan tanta unanimidad entre los distintos resultados obtenidos.

La familia Milnesiidae mantiene la monofilia en todos los análisis filogenéticos (Figuras 5.4.61, 5.4.63, 5.4.65, 5.4.55, 5.4.57, 5.4.59, 5.4.67 y 5.4.68) excepto, como se ha indicado, el análisis bayesiano con el fósil *Milnesium swolenskyi* como grupo externo (Figura 5.4.66). El clado Milnesiidae está apoyado por la presencia de furca tipo *milnesium*, papilas bucales y laterales y la rama secundaria de las diplouñas bi o tripartida. Esta familia siempre aparece en la base de los árboles filogenéticos, igual que en los análisis de las familias de Tardigrada y en los de los géneros de Eutardigrada.

La familia Macrobiotidae se mantiene monofilética en todos los análisis filogenéticos (Figuras 5.4.61, 5.4.63, 5.4.65, 5.4.55, 5.4.57, 5.4.59, 5.4.67 y 5.4.68). Dentro de esta familia permanecen como clados los géneros *Minibiotus*, *Dactylobiotus* y *Richtersius* (Figuras 5.4.55, 5.4.66, 5.4.67 y 5.4.68); no ocurre lo mismo con los géneros *Macrobiotus* y *Murrayon*. Las especies del género *Dactylobiotus* forman un clado con las de *Murrayon* (subfamilia Murrayoninae) tan sólo en los análisis bayesianos y heurísticos. *Dactylobiotus* suele ser el clado basal dentro de Macrobiotidae, junto a

Richterius. Las especies de *Macrobiotus* de los grupos *hufelandi* y *richtersi* aparecen agrupados como tales sólo en los análisis fenéticos (Figuras 5.4.72, 5.4.73, 5.4.74, 5.4.75, 5.4.76, 5.4.77 y 5.4.78) debido a su similitud en el diseño de la superficie de sus cutículas, con poros en el primer caso y lisa en el segundo. Un clado que se mantiene en todos los análisis es el formado por las especies ibéricas de *Macrobiotus* grupo *tenuis* con la cutícula lisa (*Macrobiotus hystricogenitus* y *Macrobiotus* n. sp.). Los taxones tan diversos, como por ejemplo *Macrobiotus*, requieren un estudio aparte que permita la inclusión de caracteres que son homólogos dentro de los mismos, que no han podido emplearse aquí por no serlo a mayores escalas.

La familia Calohypsibiidae supone una línea evolutiva independiente de la de Macrobiotidae y de la de Hypsibiidae en el análisis de simplicidad de Ratchet (Figura 5.4.55). Sin embargo, en los análisis bayesianos (Figuras 5.4.66, 5.4.67 y 5.4.68) las especies de Calohypsibiidae ni siquiera forman un clado, y pueden ubicarse en la base de aquel que se corresponde con el orden Parachela o junto a la familia Macrobiotidae.

La familia Hypsibiidae es un grupo monofilético en los árboles filogenéticos de mejores ajustes, a saber, los obtenidos con el análisis de simplicidad de Ratchet, con el fósil *Milnesium swolenskyi* como grupo externo (Figura 5.4.55) y los árboles obtenidos con la inferencia Bayesiana (Figuras 5.4.66, 5.4.67 y 5.4.68), aunque en los otros análisis puede o no mantener dicha monofilia. Los géneros *Hypsibius*, *Isohypsibius*, *Eremobiotus*, *Doryphoribius* y *Pseudobiotus* no se mantienen como grupos monofiléticos (Figuras 5.4.55, 5.4.66, 5.4.67 y 5.4.68), mientras que los géneros *Diphascon*, *Ramazzottius*, *Itaquascon*, *Astatumen*, *Platicrista* y *Hebesuncus* sí los son. Las subfamilias Hypsibiinae e Itaquasconinae aparecen como grupos monofiléticos hermanos de forma parcial. La subfamilia Itaquasconinae, integrada por los géneros *Diphascon*, *Itaquascon*, *Astatumen*, *Platicrista* y *Hebesuncus*, sí conforma un clado independiente. Por el contrario, los géneros de la subfamilia Hypsibiinae no, ya que algunas especies de los géneros *Hypsibius* y *Ramazzottius* pueden encontrarse fuera de la subfamilia, probablemente por el diseño de la cutícula, en el primer caso, y por la presencia de órganos sensoriales elípticos dorsolaterales, en el segundo. Hay dos clados que se mantienen en todos los análisis filogenéticos y que se confirman por similitud con los análisis fenéticos: el primero está formado por las especies de los géneros *Astatumen* e *Itaquascon* y se define por la presencia de *listerelle* en el bulbo faríngeo, y el segundo por los géneros *Isohypsibius*, *Doryphoribius*, *Eremobiotus* y *Pseudobiotus* determinado por presentar diplouñas tipo *isohypsibius* o *eremobiotus*.

Recapitulando, la clasificación actual de las especies ibéricas de la clase Eutardigrada (Tabla 4.6.3) se ajusta más a los resultados de los análisis NJ (Figuras 5.4.72, 5.4.73 y 5.4.74), basados en similitud morfológica. Los resultados obtenidos con el análisis de simplicidad de Ratchet (con el fósil *Milnesium swolenskyi* como grupo externo; Figura 5.4.55) se asemejan mucho a la clasificación actual y a los resultados globales del análisis de simplicidad de Ratchet, con el fósil *Milnesium swolenskyi* como grupo externo, de los géneros de la clase Eutardigrada (también los mejores resultados en este análisis; Figura 5.4.28). Más aún, los resultados filogenéticos de las especies ibéricas de la clase Eutardigrada confirman en gran parte los resultados del análisis de los géneros de la clase Eutardigrada, a pesar de analizar sólo los representantes ibéricos encontrados. Los resultados filogenéticos de las especies ibéricas confirman: (1) la existencia de dos órdenes en la clase Eutardigrada, y (2) la presencia de, al menos, tres líneas evolutivas en el orden Parachela, diferenciadas por las características de las diplouñas: una con diplouñas asimétricas sin tramo común (Calohypsibiidae), otra con las diplouñas simétricas y con tramo común (Macrobiotidae), y una tercera con las diplouñas asimétricas con tramo común y conexión entre las ramas de la diplouña flexible (Hypsibiidae). Se diferencian en las relaciones entre los géneros dentro de las familias y en la monofilia de algunos grupos; lo que pone de manifiesto que un estudio con parte de los representantes conocidos de un taxón no incluye toda la información filogenética disponible y, por lo tanto, las relaciones que determina no tienen por qué coincidir con los resultados cuando se trabaja con toda la información.

Los caracteres que definen los clados en el análisis filogenético de las especies ibéricas de la clase Eutardigrada guardan relación con las diplouñas, en los nodos basales, mientras que al aproximarse a las ramas terminales las relaciones se determinan por caracteres del aparato bucofaríngeo, los órganos sensoriales y el aspecto de la cutícula, además de por otras características de las diplouñas. De la misma forma que ocurría en el análisis de los géneros de la clase Eutardigrada, los clados basales se establecen muchas veces por caracteres que presentan homoplasias en las distintas líneas evolutivas, pero que en su conjunto son únicas en ciertos grupos de Tardigrada. Las tendencias evolutivas de los distintos grupos de caracteres en el análisis con las especies ibéricas de la clase Eutardigrada son las mismas que con los géneros de la misma clase. Los órganos sensoriales pueden ser sinapomorfías de los clados terminales (por ejemplo, los órganos sensoriales elípticos dorsolaterales) o, en su mayoría, presentar homoplasias en

las distintas líneas evolutivas (por ejemplo, los *papulae*). Los caracteres asociados al aspecto de la cutícula son, en general, homoplásicos y, a veces, constituyen autapomorfias (por ejemplo, la cutícula arrugada o la cutícula reticulada), que se encuentran en los nodos terminales. Los caracteres de las diplouñas, como ya se ha comentado, definen los nodos más internos, aunque normalmente por un conjunto de convergencias, único en el *phylum*, más que debido al efecto de sinapomorfias. Algunos caracteres relacionados con el aparato bucofaríngeo (armadura bucal, placoides, etc.) son en su mayoría convergencias y, de vez en cuando, autapomorfias (por ejemplo, la ausencia de soporte de los estiletes) o sinapomorfias (por ejemplo, la presencia de *listerelle* en el bulbo faríngeo). Por último, el tipo de aparato bucofaríngeo en el análisis de las especies ibéricas es rígido en todos los grupos, excepto en una línea evolutiva dentro de Hypsibiidae (la que se corresponde a la subfamilia Itaquasconinae) donde sólo aparece el aparato bucofaríngeo con algún grado de esclerificación en espiral, de un tramo del tubo bucal, en sus dos variedades, flexible o de tipo *diphascon*. Esto contrasta con lo que ocurre en el análisis de los géneros de la clase Eutardigrada, ya que el tipo de aparato bucofaríngeo con esclerificación en espiral (flexible o de tipo *diphascon*) aparece en las diversas líneas evolutivas independientemente.

Es quizá en estos casos más concretos donde se hace patente la falta de información debida a la reducción de los taxones analizados (al analizar todos los géneros de la clase Eutardigrada o sólo las especies ibéricas) como ocurre al comparar los resultados del análisis de los géneros de la clase Eutardigrada con las propuestas evolutivas de Pilato (1969a, b y c y 1982), por un lado, y de Schuster *et al.* (1980a), por otro, ya que desde que ellos presentaron sus propuestas se han descrito tres familias y, al menos, 25 géneros nuevos. En ambas hipótesis se trabaja con sólo una parte de las familias actuales (trabajaban con las familias descritas hasta aquellos años). Los análisis filogenéticos con los mejores resultados en el análisis de las especies ibéricas (Figuras 5.4.55, 5.4.66, 5.4.67 y 5.4.68) definen los clados basales a partir las características de las diplouñas como en la hipótesis de Pilato, aunque, a diferencia de éste, no es sólo la asimetría o simetría de las diplouñas respecto al plano medio de la pata la que determina los clados (que sólo aparece en algunos análisis fenéticos de este trabajo), sino la presencia o ausencia de tramo común en las diplouñas simétricas o asimétricas y el tipo de conexión entre las ramas de las diplouñas. Otros de los análisis filogenéticos, entre los de parsimonia (Figuras 5.4.57, 5.4.59 y 5.4.63), definen los clados en base a características del aparato bucofaríngeo, como Schuster y sus colaboradores defendían, pero a diferencia de

ellos, no es el tipo de aparato bucofaríngeo (rígido o de tipo *diphascón*) el que discrimina entre familias, sino el contenido del bulbo faríngeo (*listerelle* o placoides separados).

En conclusión, las especies ibéricas de la clase Eutardigrada encontradas hasta ahora no son lo suficientemente informativas como para ofrecer unos resultados que reflejen las relaciones generales dentro la clase Eutardigrada. Sin embargo, sí manifiestan la importancia de la morfología de las diplouñas en la evolución de los eutardígrados tal y como se deriva del análisis de los géneros de la clase Eutardigrada. Quizá, como apuntó Pilato (1969a, b y c y 1982), la morfología de las diplouñas ofrece el equilibrio ideal entre el cambio necesario para que la movilidad sea efectiva y su condición de conservativos como para que reflejen la evolución en los eutardígrados, frente a la elevada radiación adaptativa de la morfología de los distintos componentes del aparato bucofaríngeo en los distintos nichos ecológicos, para hacer efectiva la obtención de recursos.

6.4.- RESULTADOS DE LA DISTRIBUCIÓN DE LA BIODIVERSIDAD EN LA SIERRA DE GUADARRAMA

6.4.1.- Balance de la presencia de tardígrados

El trabajo realizado en este estudio ha mostrado la amplia presencia de tardígrados en la vertiente madrileña de la Sierra de Guadarrama, puesto que se han encontrado en un 91% de las muestras recogidas en el campo, de las que se han aislado y analizado un total de 16.701 tardígrados, 792 cutículas y 2.054 huevos. El reparto de los individuos en los hábitats estudiados ha resultado no ser homogéneo, a pesar de la aparente flexibilidad biológica que presentan los tardígrados (como se ha visto en la parte introductoria de esta memoria). De hecho, el 48% de los especímenes se han encontrado en musgo de roca, el 24% en líquen de roca, el 20% en la hojarasca y el 8% restante repartido a partes iguales entre el musgo y el líquen de tronco. Del mismo modo, no están igualmente repartidas las especies presentes. De las 47 especies encontradas, 40 pertenecen a la clase Eutardigrada y 7 a la clase Heterotardigrada, mientras que el 46% de los individuos son eutardígrados y el 54% heterotardígrados. De todo ello se puede inferir que el reparto de los tardígrados no es homogéneo, ecológica, espacial y taxonómicamente. Ésta podría ser una línea interesante de investigación con la que tratar de determinar la estructura y causa de estos patrones.

Además, se ha descubierto una elevada diversidad genérica en la Sierra, ya que se encuentran presentes un tercio de los géneros limnoterrestres mundiales (Tabla 5.5.4). El presente estudio, sin ser excesivamente intensivo, ni abarcar una amplia región geográ-

fica, ha supuesto un gran avance en la faunística de tardígrados ibéricos. Por un lado, se han descubierto dos especies nuevas para la ciencia, *Minibiotus gumersindoi* n. sp. y *Macrobiotus* n. sp. y dos nuevas citas para Europa (*Milnesium eurytostomum* y *Milnesium tetralamellatum*). Por otro lado, se han encontrado por primera vez en la Península Ibérica dos géneros, *Eremobiotus* y *Platicrista*, nueve especies (*Macrobiotus macrocalix*, *Macrobiotus terminalis*, *Macrobiotus sandrae*, *Macrobiotus hyperboreus*, *Macrobiotus tenuis*, *Macrobiotus hystricogenitus*, *Eremobiotus alicatai*, *Itaquascon placophorum* y *Platicrista angustata*) y una subespecie, *Echiniscus merokensis suecica*. Finalmente, ha supuesto el hallazgo (además de lo mencionado para la Península Ibérica) por primera vez en Madrid de seis géneros, *Astatumen*, *Doryphoribius*, *Hebesuncus*, *Ramazzottius*, *Itaquascon* y *Pseudechiniscus*, y la primera cita de 21 especies, *Astatumen trinacriae*, *Diphascon (Adropion) prorsirostre*, *Diphascon (Adropion) scoticum*, *Diphascon (Diphascon) granifer*, *Doryphoribius flavus*, *Hebesuncus conjungens*, *Hypsibius camelopardis*, *Hypsibius pallidus*, *Isohypsibius prosostomus*, *Isohypsibius tetradactyloides*, *Ramazzottius oberhauseri*, *Macrobiotus areolatus*, *Macrobiotus echinogenitus*, *Macrobiotus pallarii*, *Macrobiotus persimilis*, *Macrobiotus recens*, *Macrobiotus richtersi*, *Minibiotus furcatus*, *Echiniscus bisetosus*, *Echiniscus blumi* y *Pseudechiniscus facettalis*.

Las especies de tardígrados encontradas presentan distintas pautas, mientras que unas están geográficamente muy extendidas (por ejemplo, *Macrobiotus richtersi* o *Echiniscus trisetosus*), otras aparecen tan sólo en un punto de muestreo e, incluso, en una sola muestra, como por ejemplo, *Diphascon prorsirostre*, *Hypsibius camelopardis* o *Milnesium tetralamellatum* (Tabla 5.5.8). Las primeras coinciden con ser las que tienen mayor porcentaje de individuos, mientras que las segundas son las de menor número, tanto en porcentaje de individuos como en número medio de individuos por muestra (Tabla 5.5.8 y Figura 5.5.8). Además, las especies más extendidas suelen aparecer en mayor número de tipos de vegetación y en muchas especies y géneros de musgos, líquenes y hojarasca de árboles y arbustos (Tablas 5.5.23, 5.5.26, 5.5.31 y 5.5.36). A diferencia de lo que propone Guidetti (1999), a saber, que la escasa presencia de ciertas especies o géneros en un hábitat (hojarasca de haya, en su trabajo) se debe a que están accidentalmente en ese medio, en este trabajo se baraja, además, la posibilidad de que dichos taxones estén permanentemente en esos hábitats con una presencia reducida, ya que en las comunidades de otros grupos animales se ha encontrado la existencia de especies

abundantes y de especies raras o escasas como elementos que conforman el ecosistema de manera permanente. Sería interesante estudiar si la composición de especies difiere o no entre hábitats.

De la misma forma, hay especies que aparecen en las dos épocas de año y otras restringidas a una sola (en el primer grupo, *Ramazzottius oberhaeuseri* o *Pseudechinscus facettalis*, y en el segundo *Hebesuncus conjungens* que sólo aparece en primavera, y *Eremobiotus alicatai*, en otoño; Tabla 5.5.14); especies muy extendidas altitudinalmente (por ejemplo, *Macrobiotus terminalis* y *Milnesium tardigradum*) o muy restringidas (como *Macrobiotus hufelandi*; Tablas 5.5.19 y 5.5.20). Igualmente, hay especies que aparecen en muchos tipos de vegetación, de especies y géneros de musgos, líquenes y árboles y arbustos de donde proviene la hojarasca, mientras que otras especies están limitadas a sólo un tipo o especie (Tablas 5.5.23, 5.5.26, 5.5.31 y 5.5.36). En este mismo sentido, hay especies que aparecen en intervalos de las variables estudiadas tan amplios como los del total del estudio (por ejemplo *Milnesium tardigradum*; Tablas 5.5.9 y 5.5.10) o en intervalos muy restringidos (todas aquellas que han aparecido en una sola muestra, por ejemplo, *Eremobiotus alicatai*). En definitiva, presentan distintos requerimientos ecológicos que podrían ser los causantes de la distribución no homogénea en la zona de estudio.

Bertolani y Rebecchi (1996), en un estudio multihábitat sobre los tardígrados en los Apeninos en el que estudiaron musgos y líquenes de roca, musgos sumergidos en agua, hojarasca de haya, hierba y sedimentos de pozas, fuentes y arroyos, concluyeron que muy pocas especies (sólo *Hypsibius dujardini*, *Diphascon scoticum* e *Isohypsibius satleri*) colonizaban más de un hábitat. En el presente trabajo los resultados son algo diferentes. De hecho, son pocas las especies que aparecen en un solo hábitat (Tabla 5.5.17), y sin embargo, más del 30% de las especies están en cuatro de los cinco hábitats estudiados. Sí hay que destacar que la mayoría de las especies que únicamente aparecen en un hábitat suelen encontrarse en la hojarasca (*Diphascon prorsirostre*, *Diphascon scoticum*, *Diphascon granifer*, *Diphascon nodulosum*, *Diphascon recamieri*, *Hypsibius camelopardis*, *Isohypsibius tetradactyloides* y otras; Tabla 5.5.17) y, sólo cinco de ellas, en musgo de roca (*Macrobiotus macrocalix*, *Eremobiotus alicatai*, *Hebesuncus conjungens*, *Macrobiotus hufelandi* y *Pseudechinscus facettalis*; Tabla 5.5.17). No obstante, la especificidad en un hábitat no implica, en la mayoría de las especies involucradas, que sólo estén en un tipo de hojarasca o en una sola especie o género de musgo (Tablas 5.5.26 y

5.5.36). A diferencia del trabajo de Bertolani y Rebecchi (1996), en el estudio que nos ocupa sólo se han estudiado hábitats terrestres, mientras que en el de estos dos especialistas se amplían los hábitats a los asociados al medio dulceacuícola (musgos sumergidos y sedimentos de pozas, fuentes y arroyos), y quizá sea esa la diferencia fundamental.

Por lo tanto, sería interesante ampliar los medios analizados en este trabajo tanto a los dulceacuícolas como a otros terrestres (por ejemplo el horizonte superficial del suelo) y analizar si en ese caso hay especificidad por el sustrato. También sería importante estudiar si el hecho de que en este trabajo las especies aparezcan ampliamente representadas en los hábitats responde a la cercanía de los hábitats en el espacio (permitiendo el movimiento de tardígrados entre ellos), o es que los requerimientos de las especies de tardígrados no varía mucho entre hábitats y la dispersión es posible aún cuando están separados físicamente unos de otros.

6.4.2.- Distribución de la diversidad de especies de tardígrados

El diseño de muestreo planteado para este trabajo, y detallado en apartados anteriores, ha demostrado tener una eficacia considerable, respecto al estudio de diversidad específica en la Sierra, a luz de los resultados de las curvas de acumulación. Éstos han mostrado cómo el número de especies encontradas en los diversos hábitats y sustratos, en las dos épocas del año analizadas, se acerca mucho al valor máximo teórico (Figura 5.5.10). Sin embargo, futuros trabajos habrán de encaminarse a aumentar el esfuerzo en el estudio de estos hábitats en primavera y en concreto del musgo de roca en las dos épocas del año (Tabla 5.5.11). También se ha mostrado que para encontrar un mayor número de especies en la Sierra es más eficaz aumentar el número de puntos de muestreo en la región que se quiera evaluar, siempre y cuando se estudien los musgos de roca y la hojarasca, que diversificar los hábitats en detrimento de la cantidad de puntos de muestreo (Tabla 5.5.12 y Figura 5.5.14).

Como ocurría en el análisis filogenético, existen muy pocos trabajos que estudien la diversidad de los tardígrados, que principal, y casi exclusivamente, trabajan el número de especies, pero además, son casi inexistentes los que tratan de determinar las variables subyacentes que pueden estar determinando los patrones de diversidad encontrados. Por ello casi no se han podido contrastar los resultados de este trabajo con otros estudios.

La diversidad de especies (número de especies, S, e índice de Margalef) parece ser mayor en primavera que en otoño. De hecho, hay muy pocas especies que no aparezcan en primavera (Tabla 5.5.14), lo mismo que los índices de Shannon (equidad o uniformidad en la estructura de la comunidad) y de Simpson (comunidad estructurada mediante la dominancia de especies) son mayores en primavera (Tabla 5.5.13 y Figura 5.5.15). Sin embargo estadísticamente estas diferencias no son significativas.

La diversidad de especies de tardígrados es mayor en la hojarasca y en los musgos y líquenes de roca respecto a los musgos y líquenes de tronco, pauta que se repite en las dos épocas del año analizadas. La mayor cantidad de recurso (alimento, espacio, etc.) podría ser la causa que subyace tras este resultado, aunque habría que realizar estudios en un mayor número de hábitats distintos para comprobarlo o refutarlo.

Los bosques de robles y acebos, junto a las dehesas, los jarales y los robledales, aparecen como aquéllos con valores más altos tanto de riqueza de especies, como en las comunidades homogéneas y las basadas en la dominancia (Tabla 5.5.22 y Figura 5.5.19), y, sin embargo, la vegetación de ribera y los pinares de *Pinus pinea* han sido los de valores más bajos en diversidad. Puede ser que la hojarasca que predomina en esta vegetación sea la causante de los resultados anteriores, pues los valores más altos de diversidad aparecen unánimemente en la hojarasca de roble y acebo, en las acículas de *Pinus sylvestris* y de *Pinus nigra*, y son más bajos en las hojas de *Cupressus* y de fresnos. A diferencia de lo que propuso Mihelcic (1954) las acículas de los pinos, al menos de *Pinus sylvestris*, sí presentan gran diversidad, tanto en diversidad de especies como en los tipos de comunidades. Este autor argumentó que en las acículas los tardígrados no podían encontrar recursos y espacio para su supervivencia; sin embargo, los resultados de este trabajo podrían estar indicando que quizá las limitaciones que les suponemos a los tardígrados son erróneas. Evidentemente la solución a estas discrepancias entre los resultados de este trabajo y los de Mihelcic se podrían solucionar con más estudios ecológicos.

Por otro lado, entre las especies y géneros de musgos y líquenes no aparecen diferencias significativas (Tablas 5.5.25, 5.5.30 y 5.5.35 y Figuras 5.5.20, 5.5.22 y 5.5.26). Como obtuvo Nelson (1975), en este trabajo no hay relación estadísticamente significativa entre la riqueza de especies y las especies y géneros de musgos y líquenes (Tablas 5.5.25 y 5.5.30 y Figuras 5.5.20 y 5.5.22). Quizá el nivel de análisis es demasiado concreto, dada la biología y capacidad de dispersión de los tardígrados, y sean características más generales de los musgos y líquenes (por ejemplo, el tipo de liquen: fruticuloso, incrustante, etc.) las que realmente estén determinando la presencia de estos animales.

La relación entre el número de especies y la altitud sí ha sido un tema ampliamente estudiado para tardígrados (comparado con el resto de trabajos autoecológicos realizados con Tardigrada). A partir del análisis de las dos categorizaciones arbitrarias analizadas en este trabajo, se puede desprender que la riqueza de especies (número de especies e índice de Margalef) y la uniformidad y dominancia en la estructuración de las comunidades (índices de Shannon y Simpson) presentan valores estadísticamente máximos en un intervalo de altitud que abarca desde los 1.400 m hasta los 1.600 m, disminuyendo dichos valores tanto si se aumenta como si se disminuye la altitud, pero encontrándose de nuevo dos máximos (de menor valor), uno a los 800-1.200 m y otro a los 2.000-2.300 m (Tabla 5.5.18 y Figuras 5.5.18, 5.5.19 y 6.3.2).

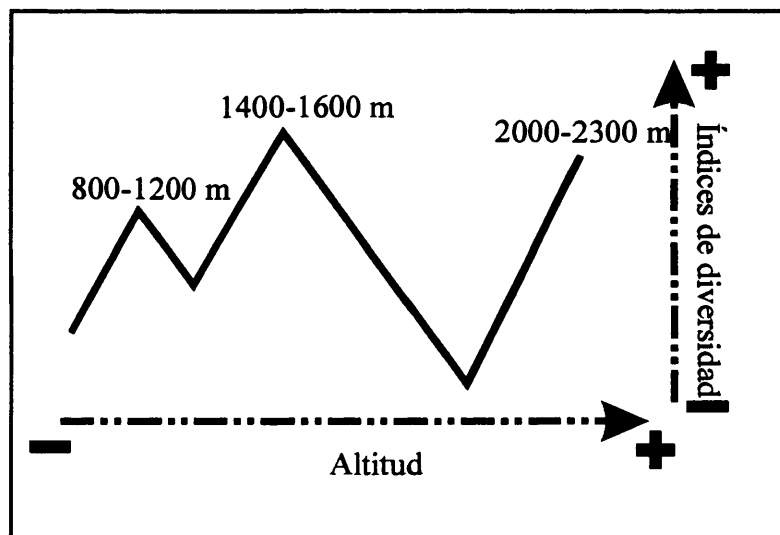


Figura 6.3.2: Esquema del patrón de diversidad (riqueza de especies, dominancia y equidad de las comunidades) altitudinal encontrada en este trabajo para los tardígrados en la Sierra de Guadarrama.

Los resultados de otros autores se dividen entre los que han encontrado alguna relación entre número de especies y la altitud (Rodríguez Roda, 1951; Dastyh, 1987; Beasley, 1988; Utsugi *et al.*, 1997; Collins y Bateman, 2001) y los que no la han obtenido (Bartos, 1939; Nelson, 1975; Kathman y Cross, 1991; Ito, 1999). La relación que encontró Rodríguez Roda (1951) entre el número de especies y la altitud en España es muy parecida a la obtenida en este trabajo (con un máximo número de especies entre los 1.400 m y los 1.600 m) y a la de Dastyh (1987) en Polonia. Tanto en el trabajo de Dastyh como en el de Rodríguez Roda hay un máximo en el número de especies entre

los 1.000 m y los 2.000 m, que disminuye al bajar o subir la cota de altitud. Sin embargo, en los trabajos de Utsugi *et al.* (1997), en Japón, y Collins y Bateman (2001), en Canadá, la máxima diversidad se encuentra en las cotas más bajas (0-500 m), disminuyendo al aumentar la altitud. Por último, en el trabajo de Beasley (1988), desarrollado en Nuevo México, el máximo número de especies también se encuentra en las cotas más bajas de altitud, número que disminuye al aumentar ésta, pero en este caso el intervalo de altitud del estudio comienza en los 1.524-2.133 m (punto máximo de diversidad más parecido al de los trabajos de Rodríguez Roda, 1951 y Dastych, 1987) y alcanza los 3.049-3.658 m. Por tanto, parece que sí existe un máximo de diversidad de especies entre los 1.000 y los 1.600 m, no corroborado ni en Japón ni en Canadá, donde dicho máximo se encuentra entre los 0 y los 500 m. Quizá exista un patrón general como el encontrado en el presente estudio y, dependiendo de que intervalo de altitudes se estudie, se encuentre el intervalo máximo de diversidad entre los 1.400 y los 1.600 m, o alguno de los otros dos máximos "menores", el que se encuentra entre los 800-1.200 m o el que está entre los 2.000-2.300 m. En cualquier caso, parece que serían necesarios más estudios que determinasen si dichas diferencias se deben a distintos patrones altitudinales, si los patrones en Japón y Canadá reciben apoyo estadístico o si las diferencias en los patrones obedecen a diferencias geográficas.

Con referencia a las variables ambientales, hay que destacar el hecho de que explican más las variables ambientales anuales ($R=0,42676$; $p=0,00024$) que las puntuales ($R=0,28187$; $p=0,03650$). Sin embargo, para determinar realmente la influencia de unos y otros habría que comparar también las variables puntuales medidas anualmente, ya que quizá los valores puntuales "instantáneos" son demasiados fugaces como para que puedan influir en el desarrollo y permanencia de los tardígrados en las muestras. La diversidad medida con el índice de Margalef (es decir, suponiendo una relación entre número de especies y números de individuos) parece tener una relación fuerte con las variables ambientales puntuales (temperatura, peso seco de las muestras, velocidad del viento, distancia de la muestra al suelo, altitud, luminosidad) pero a valores intermedios de los mismos (Figura 5.5.21), mientras que el número de especies, la otra medida de la riqueza de especies de este trabajo, está relacionado con muestras en zonas muy luminosas y en cotas altas (Figura 5.5.21). Por el contrario, las comunidades uniformes en su estructura aparecen en zonas poco luminosas y en zonas no muy elevadas (Figura 5.5.21). Las comunidades de tardígrados con estructuras donde predomina la dominancia se encuentra asociadas a muestras de elevado peso seco, temperatura y luminosidad,

y con velocidad del viento considerable.

Como hemos indicado, las variables ambientales a mayor escala geográfica y anuales han resultado explicar más los índices de diversidad que las puntuales. En este caso, la riqueza de especies va a depender de unas u otras variables según si se mide con el número de especies o si se tiene en cuenta el número de individuos (índice de Margalef) (Figura 5.5.22). Hay un mayor número de especies en zonas con una insolación moderada, que disminuye cuando aumenta la insolación. Esto probablemente este relacionado con el hecho de que los tardígrados necesitan una película de agua para mantenerse activos, película que podría desaparecer si hay mucha insolación. Por otro lado, el índice de Margalef está asociado a lugares de cotas altas, con bastante pendiente, bajas temperaturas y altas precipitaciones (Figura 5.5.21). Por otro lado, tanto la comunidades basadas en la equidad como las basadas en la dominancia se encuentran en zonas bajas, con poca pendiente, pocas precipitaciones y poca insolación, pero con elevadas temperaturas; aunque dichas relaciones no son muy fuertes (Figura 5.5.21). En cualquiera de los dos casos es necesario un estudio de más variables y a distintas escalas espaciales que permitan determinar la influencia ambiental sobre la distribución de la diversidad de los tardígrados en la Sierra.

Los resultados expuestos en esta memoria ponen de manifiesto dos aspectos, ya mencionados repetidas veces en este trabajo: por un lado, el escaso conocimiento taxonómico, filogenético y ecológico que se tiene de los tardígrados (y que se traduce en obstáculos a la hora de abordar su estudio) y, por otro, cómo pequeñas aproximaciones a estos aspectos (pequeños por estudiarse en áreas geográficas restringidas, por no abarcar un gran número de taxones, etc.) proporcionan resultados reveladores para el entendimiento de la biología del grupo. Por otra parte, al poner en evidencia las lagunas de conocimiento sobre este *phylum*, también se abren o señalan las distintas posibilidades o proyectos de nuevos estudios, que serían necesarios abordar para comprender, en lo posible, la historia evolutiva y los procesos que han determinado las características particulares de este, a nuestro parecer, apasionante grupo.

VII. CONCLUSIONES

VII. CONCLUSIONES

Taxonómicas:

- Los caracteres que definen actualmente las especies del *phylum* Tardigrada son escasos y en muchos casos de compleja determinación, lo que provoca numerosos problemas taxonómicos aún no resueltos.
- Existen grupos de especies, tanto de la clase Eutardigrada como de la clase Heterotardigrada, cuya validez como especies ha sido y continúa siendo dudosa. Sería necesario un estudio molecular y embriológico que determinase la idoneidad de los caracteres morfológicos de los huevos y de la posición y la forma de los apéndices de la cutícula para identificar especies de los grupos del género *Macrobiotus* y de la serie *blumi-canadensis* del género *Echiniscus*, respectivamente.

Filogenéticas:

- Corroboramos la importancia de la selección del grupo externo que se utiliza para los análisis filogenéticos, ya que los resultados varían en el grado de resolución. En el análisis de las familias, el grupo externo idóneo ha sido el fósil cámbrico, mientras que en el análisis de géneros mundiales y especies ibéricas de la clase Eutardigrada, el grupo externo que ha proporcionado mejores resultados fue el fósil del género *Milnesium*, *Milnesium swolenskyi*.
- Las tres clases de Tardigrada son grupos monofiléticos. Mesotardigrada ha resultado ser una clase morfológicamente intermedia entre Eutardigrada y Heterotardigrada, pero genealógicamente más emparentada a Heterotardigrada.
- La clase Heterotardigrada está dividida filogenéticamente en dos grupos que difieren con respecto a los órdenes descritos en la actualidad: uno de ellos presenta las uñas directamente sobre la pata (parte del orden Arthrotardigrada: Stygarctidae y Coronarctidae), mientras que el otro las tiene sobre alguna estructura (papilas, orden Echiniscoidea, o dígitos, la otra parte del orden Arthrotardigrada: Archechiniscidae, Renaudarctidae, Halechiniscidae y Batillipedidae). No se pudo, por tanto, apoyar la monofilia del orden Arthrotardigrada mediante los análisis filogenéticos realizados, aunque sí con los fenéticos.

- La clase Eutardigrada presenta dos órdenes, Apochela y Parachela, cuya monofilia está apoyada por los análisis filogenéticos efectuados. La presencia o no de papilas y de la rama secundaria de las diplouñas bi- o tripartida definen dichos taxones. Todo ello se ve confirmado y apoyado por los análisis filogenéticos de los géneros mundiales y las especies ibéricas de la clase Eutardigrada.
- La monofilia de las familias de la clase Eutardigrada (Milnesiidae, Macrobiotidae, Eohypsibiidae, Calohypibiidae, Hypsibiidae, Microhypsibiidae y Necopinidae) se ve apoyada por los resultados del análisis de parsimonia, pero con los bayesianos sólo se confirma la monofilia de Hypsibiidae, Eohypsibiidae y Macrobiotidae. Tampoco se han recuperado como monofiléticos ciertos grupos de taxones considerados actualmente como integrantes de distintas subfamilias.
- La mayoría de las sinapomorfias de los análisis filogenéticos se refieren a las diplouñas y no al aparato bucofaríngeo. Estos caracteres hacen referencia a nuevas formas y estructuras que determinan los distintos tipos de diplouñas en la clase Eutardigrada, suponiendo cada una de ellas una línea evolutiva.
- El género *Apodibius*, considerado *incertae sedis* en la clasificación actual por no presentar uñas, debería incluirse en una nueva familia (Apodibiidae) según los resultados filogenéticos obtenidos en este trabajo.
- Los resultados del análisis de las especies ibéricas de Eutardigrada coinciden parcialmente con los de los géneros de Eutardigrada. Se pone de manifiesto la importancia de la evolución de las diplouñas, en la filogenia de la clase Eutardigrada, y la diferencia de contenido informativo al trabajar con un menor número de taxones.

De la distribución de la biodiversidad en la Sierra:

- Los resultados de la biodiversidad de los integrantes del *phylum* Tardigrada de este trabajo, aún sin cubrir una gran extensión geográfica, son informativos. Se han encontrado 2 especies nuevas para la ciencia, dos nuevas citas para Europa, 2 géneros y 9 especies que son citas nuevas para la Península Ibérica y en la Comunidad de Madrid; además, se han citado por primera vez 6 géneros y 21 especies.

- Se ha demostrado que es más efectivo, en relación al número de especies de tardígrados encontrados, estudiar muestras de musgos de roca y hojarasca en un mayor número de puntos de muestreo, que analizar más hábitats (los mencionados más liquen de roca, y musgo y liquen de tronco) en un menor número de puntos.
- Se han encontrado valores más altos de los índices de diversidad estudiados en los puntos con robles, acebos y *Pinus sylvestris*. Sin embargo, no se ha podido comprobar la especificidad entre la diversidad de tardígrados y las especies y géneros de musgos y líquenes.
- La biodiversidad presenta valores mayores entre los 1.400 y los 1.600 metros, de forma que baja tanto si se aumenta como si se disminuye en altitud. Sin embargo, hay otros dos máximos, de menor valor, en cotas más bajas (entre los 800 y los 1.200 m) y más altas (entre los 2.000 y los 2.300 m) del estudio.
- Finalmente, se ha detectado una mayor influencia de las variables ambientales anuales a una escala espacial mayor, que de las variables puntuales instantáneas, sobre los índices de diversidad estudiados. Además, la baja insolación se asocia a muestras con elevado número de especies y el índice de Margalef a los lugares con bastante pendiente, bajas temperaturas y altas precipitaciones.

VIII. BIBLIOGRAFÍA

VIII. BIBLIOGRAFÍA

- Abe, W. y Ito, M., 1994. *Itaquascon globuliferum*, a new species of Tardigrada (Eutardigrada: Hypsibiidae) from Japan. *Proceedings of the Japanese Society of Systematic Zoology*, 51: 8-11.
- Abe, W. y Takeda, M., 2000. A new *Calcarobiotus* (Tardigrada: Macrobiotidae) from the Imperial Palace of Japan. *Zoological Science*, 17 (2): 259-263.
- Abe, W., Utsugi, K. y Takeda, M., 1998. *Pseudechiniscus asper*, a new Tardigrada (Heterotardigrada: Echiniscidae) from Hokkaido, Northern Japan. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 111 (4): 843-848.
- Abe, W., Ito, M. y Takeda, M., 2000. First record of *Echiniscus hoonsooi* (Tardigrada: Echiniscidae) from Japan. *Species Diversity*, 5 (2): 103-110.
- Abouheif, E., Zardoya, R. y Meyer, A., 1998. Limitations of Metazoan 18S rRNA sequence data: Implications for reconstructing a phylogeny of the Animal Kingdom and inferring reality of the Cambrian explosion. *Journal of Molecular Evolution*, 47: 394-405.
- Adiyodi, K. G y Adiyodi, R. G., 1992. *Reproductive biology of invertebrates. Sexual differentiation and behaviour*, vol. 5. Wiley. Chichester.
- Adiyodi, K.G y Adiyodi, R.G., 2000. *Reproductive Biology of Invertebrates. Vol VIII. En: Progress in Development Endocrinology*. JOHn Wiley & Sons Inc. New York. 326 pp.
- Adoutte, A., Balavoine, G., Lartillot, N., Lespinet, O., Prud'homme, B. y de Rosa, R., 2000. The new animal phylogeny: reliability and implications. *PNAS*, 97 (9): 4453-4456.
- Aguinaldo, A. A. A. y Lake, J. A., 1998. Evolution of the Multicellular Animals. *American Zoologist*, 38: 878-887.
- Aguinaldo, A. M., Turbeville, J. M., Linford, L. S., Rivera, M. C., Raff, R. A. y Lake, J.A., 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature*, 387: 489 - 493.
- Altiero, T., 2001. *Cariotipo, cicli vitali, modalità riproduttive e variabilità genetica in differenti popolazioni di eutardigradi*. Università degli Studi di Modena e Reggio Emilia. Modena, Italy.
- Altiero, T. y Rebecchi, L., 2001. Rearing tardigrades: results and problems. *Zoologischer Anzeiger*, 240: 217-221.
- Arnedo, M. A., 1999. Cladismo: La reconstrucción filogenética basada en parsimonia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 26: 57-84.
- Baccetti, B., 1987. The evolution of the sperm cell in the *phylum* Tardigrada (electron microscopy of Tardigrades). *Selected Symposia and Monograph U. Z. I.*, 1: 87-91.
- Barros, R., 1939. *Itaquascon umbellinae* gen.nov. nov spec. *Zoologischer Anzeiger*, 128: 106-109.
- Barros, R., 1942. Tardigrados do estado de Sao Paulo, Brasil. I. *Rev. Brasil Biol.*, 2: 257-269.

- Barros, R. y Da Cunha, J., 1937. Liste de quelque tardigrades de Coïmbre. *C. R. du XII^e C. Int. Zoologie*, vol. III. Lisboa.
- Bartos, E., 1939. Die Tardigraden der Tschechoslowakeischen Republik. *Zoologischer Anzeiger*, 125: 138-142.
- Bartos, E., 1941. Studien über die Tardigrades des Karpathengebietes. *Zool. Jb. Abt. Syst.*, 5: 435-472.
- Baumann, H., 1961. Der Lebenslauf von *Hypsibius (Hypsibius) convergens* Urbanowicz (Tardigrada). *Zoologischer Anzeiger*, 167: 362-381.
- Baumann, H., 1964. Über den Lebenslauf und die Lebensweise von *Milnesium tardigradum* Doyère (Tardigrada). *Veröff. Überseemus. Bremen*, Series A, 3: 161-171.
- Beasley, C. W. . 1988. Altitudinal distribution of Tardigrada of New Mexico with the description of a new species. *The American Midland Naturalist*, 120 (2): 436-440.
- Bello, E., 1996. *Herramientas taxonómicas por ordenador. Los halacáridos subterráneos continentales de la Península Ibérica*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- Bertolani, R., 1970. Variabilità numerica cellulare in alcuni tessuti dei Tardigradi. Serie VIII, Vol. XLIX: 442-445.
- Bertolani, R., 1971a. Contributo alla carilogia dei Tardigradi. Osservazioni su *Macrobiotus hufelandi*. *Atti Nazionale Lincei, Rendiconti*, Serie 8, 50: 772-775.
- Bertolani, R., 1971b. Parthenogenesis geografica triploide in un tardigrado (*Macrobiots richtersi*). *Atti Nazionale Lincei, Rendiconti*, 50.
- Bertolani, R., 1972a. Osservazioni carilogiche sui alcuni *Macrobiotus* (Tardigrada). *Rend. Acc. Naz. Lincei*, 52: 20-24.
- Bertolani, R., 1972b. Sex ratio and geographic parthenogenesis in *Macrobiotus* (Tardigrada). *Experientia, Basel*, 28.
- Bertolani, R., 1973. Presenza di un biotipo parthenogenetico e suo effetto sul rapporto sessi in *Macrobiotus hufelandi* (Tardigrada). *Atti Nazionale Lincei, Rendiconti*, 54: 469-473.
- Bertolani, R., 1975. Cytology and systematics in Tardigrada. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia Dott. Marco de Marchi*, 32 (Suppl.): 17-35.
- Bertolani, R., 1976. Osservazioni carilogiche su *Isohypsibius augusti* (Murray, 1907) e *I. megalonyx* Thulin, 1928 (Tardigrada) e ridescrizione delle due specie. *Boll. Zool.*, 43: 221-234.
- Bertolani, R., 1979a. Hermaphroditism in tardigrades. *Invertebrate Reproduction*, 1: 67-71.
- Bertolani, R., 1979b. Parthenogenesis and cytotaxonomy in Itaquasconinae (Tardigrada). *II International Symposium on Tardigrades. Prace Zoologiczne - Zeszyt*, 28: 9-18.

- Bertolani, R., 1981. A new genus and five species of italian freshwater tardigrades. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 8: 249-254.
- Bertolani, R., 1982a. *Guide pe il riconoscimento delle specie animale delle acque interne italiana. 15. Tardigrada*. Consiglio Nazionale delle Richerche, Verona, Italy. 104 pp.
- Bertolani, R., 1982b. Cytology and reproductive mechanism in tardigrades. *Proceedings III International Symposia on Tardigrada, Press Jonhson City, Tennessee*: 93-113.
- Bertolani, R., 1983. Tardigradi muscicoli delle dune costiere italiane, con descrizione di una nuova specie. *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali, Serie B*. 90: 139-148.
- Bertolani, R., 1987. *Sexuality, reproduction and propagation in tardigrades*. En: R. Bertolani [Ed.]. *Biology of Tardigrades*. Selected Symposia and Monograph U.Z.I., 1. Modena, Italia. pp. 93-101.
- Bertolani, R., 1989. *Tardigrada*. En: K. G. Adiyodi y R. G. Adiyodi [Eds.]. *Reproductive biology of invertebrates. Sexuality differentiation and behaviour. Vol. 4. part. B. Fertilization, development and paternal care*. New Delhi: Oxford IBH Publishing Co. Pvt. Ltd. pp. 49-60.
- Bertolani, R., 1992. *Tardigrada*. En: K. G. Adiyodi y R. G. Adiyodi [Eds.]. *Reproductive biology of invertebrates. Sexuality differentiation and behaviour. Vol. 5*. Wiley, Wicherter. pp. 255-266.
- Bertolani, R., 2001. Evolution of the reproductive mechanisms in tardigrades. A review. *Zoologischer Anzeiger*, 240: 247-252.
- Bertolani, R. y Biserov, V. I., 1996. Leg and claw adaptations in soil tardigrades, with erection of two new genera of Eutardigrada, Macrobiotidae: *Pseudohexapodibius* and *Xerobiotus*. *Invertebrate Biology*, 115 (4): 299-304.
- Bertolani, R. y Bounagurelli, G. P., 1990. Ossrrvazioni cariologiche sula parthenogenesis meiotica di *Macrobiotus dispar* (Tardigrada). *Atti Nazionale Lincei, Rendiconti, Serie 8ª*, 58: 782-786.
- Bertolani, R. y Grimaldi, D., 2000. *A New Eutardigrade (Tardigrada: Milnesiidae) in amber from the Upper Cretaceous (Turonian) of New Jersey. Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey*. D. Grimaldi. Backhuys Publishers. The Netherlands. pp. 103-110.
- Bertolani, R. y Mambrini, V., 1977. Analisi cariologico e moroflogico di alcune popolazione di *Macrobiotus hufelandi* (Tardigrada) della Valesia. *Rend. accad. Naz. Lincei.*, 62: 241-245.
- Bertolani, R. y Manicardi, G. C., 1986. New cases of hermaphoditism in tardigrades. *Int. J. Invertebr. Reprod. Dev.*, 9: 363-366.
- Bertolani, R. y Pilato, G., 1989. Structura delle unghie nei Macrobiotidae e descrizione di *Murrayon* n. gen. (Eutardigrada). *Animalia*, 15 (1/3): 17-24.
- Bertolani, R. y Rebecchi, L., 1993. A revision of *Macrobiotus hufelandi* group (Tardigrada, Macrobiotidae), with some observations on the taxonomic characthers of eutardigrades. *Zoologica Scripta*, 22 (2): 127-152.

- Bertolani, R. y Rebecchi, L., 1996. The Tardigrades of Emilia (Italy). II. Monte Rondinaio. A multihabitat study on high altitude valley of the northern Appennines. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 116: 3-12.
- Bertolani, R., De Zio Grimaldi, S., D'Addabbo Gallo, M. y Morone de Lucia, M. R., 1984. Postembryonic development in heterotardigrades. *Monitore Zool. Ital.*, 18: 307-320.
- Bertolani, R., Rebecchi, L. y Beccaccioli, 1990. Dispersal of *Ramazzottius* and other tardigrades in relation to type of reproduction. *Invertebrate Reproduction and Development*, 18 (3).
- Bertolani, R., Guidetti, R. y Rebecchi, L., 1994a. Ulteriore contributo alla conoscenza dei Tardigradi delle marche e dell'umbria. *Atti. Soc. Tosc. Dsi. Nat. Mem.*, Serie B, 101: 21-34.
- Bertolani, R., Guidetti, R. y Rebecchi, L., 1994b. Tardigradi dell'Appennino umbro-marchigiano. *Biogeographia*, XVII: 113-124.
- Bertolani, R., Guidi, A. y Rebecchi, L., 1995. Tardigradi della Sardegna e di alcune piccole isole circum-sarde. *Biogeographia*, XVIII: 229-247.
- Bertolani, R., Rebecchi, L. y Claxton, S. K., 1996. Phylogenetic significance of egg shell variation in tardigrades. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 116: 139-148.
- Bier, K. y Mueller, W., 1969. DNA-messunger bei insekten und eine hypothesis veber retardierte evolution und besonderen DNS-reichtom im Tierreich. *Biooogisches Zen trablatt*, 88: 425-449.
- Binda, M. G y Guglielmino, A., 1982. Tardigradi muscicoli e dulcacquicoli di Sargena. *Animalia*, 9 (1/3): 199-211.
- Binda, M. G y Kristensen, R. M., 1986. Notes on the genus *Oreella* (Oreellidae) and the systematic position of *Carphania fluviatilis* Binda, 1978 (Carphanidae fam nov., Heterotardigrada). *Animalia*, 131 (3): 9-20.
- Binda, M. G y Pilato, G., 1980. Descrizione di una nuova specie di eutardigrado: *Doryphoribius macrodon*. *Animalia*, 7(1/3): 23-27.
- Binda, M. G y Pilato, G., 1986. *Ramazzottius*, nuovo genere di Eutardigrado (Hypsibiidae). *Animalia*, 13: 159-166.
- Binda, M. G y Pilato, G., 1984a. *Macrobotus sapiens*, nuova specie di Eutardigradi di Sicilia. *Animalia*, 11 (1/3): 85-90.
- Binda, M. G y Pilato, G., 1987. Tardigradi dell'Africa. V: Notizie sui tardigradi del Nordafrica e descrizione della nuova specie *Macrobotus diffusus*. *Animalia*, 14 (1/3): 177-191.
- Binda, M. G y Pilato, G., 1995. Some notes on African tardigrades with a description of two new species. *Tropical Zoology*, 8: 367-372.
- Binda, M. G y Pilato, G., 1999a. *Macrobotus erminiae*, new species of eutardigrade from southern Patagonia and Tierra del fuego. *Entomological Mitt. Zool. Mus. Hamburg*, 13 (161): 151-158.

-
- Binda, M. G. y Pilato, G., 1999b. *Dactylobiotus lombardoi* sp. n. (Eutardigrada: Macrobiotidae) from Tierra de Fuego, with a Key to the *Dactylobiotus*-species. *Zoologischer Anzeiger*, 238: 147-155.
- Binda, M. G. y Pilato, G., 2000. *Diphascon (Adropion) tricuspdatum*, a new species of eutardigrade from Antarctica. *Polar Biol.*, 23: 75-76.
- Binda, M. G., Pilato, G. y Dastych, H., 1984. *Diphascon modestum*, nuova specie di eutardigrado dei Monti Tatra. *Animalia*, 11 (1/3): 45-48.
- Biserov, V. I., 1988. Limnetic tardigrades of some areas in the USSR. *Zoologicheskii Zhurnal*, 67 (12): 1798-1811.
- Biserov, V. I., 1990. On the revision of the *Macrobiotus* genus. The subgenus *Macrobiotus* s. str. is a new taxonomic status of the hufelandi group (Tardigrada, Macrobiotidae). *Communicaton 1 and 2*, 69 (12).
- Biserov, V. I., 1992. A new genus and three new species of tardigrades (Tardigrada: Eutardigrada) from USSR. *Boll. Zool.*, 59: 95-103.
- Biserov, V. I., 1996a. Tardigrades of the Taimyr peninsula with descriptions of two new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 116: 215-237.
- Biserov, V. I., 1996b. *Macrobiotus lorenae* sp. n., a new species of Tardigrada (Eutardigrada, Macrobiotidae) from the Russian Far East. *Arthropoda Selecta*, 5 (1/2): 145-149.
- Biserov, V. I., 1997/1998. Tardigrades of the Caucasus with a taxonomic analysis of the genus *Ramazzottius* (Parachela: Hypsibiidae). *Zoologischer Anzeiger*, 236: 139-159.
- Blainville, H. M. D., 1826. Sur quelques petits animaux qui etc...*Ann. Sc. Nat. Paris*, 9.
- Botosaneanu, L., 1986. *Stygofauna mundi. A faunistic, distributional and ecological synthesis of the world fauna inhabiting subterranean waters (including marine interstitial)*. E. J. Brill, Leiden. Netherlands. 740 pp.
- Bou, Cl. y Rough, R., 1967. Un nouveau champs de recherches sur la fauna aquatique souterraine. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 265: 369-370.
- Bremer, K., 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10: 295-304.
- Brissons, M. J., 1762. *Regnum animale in classes IX distributum*. T. Haak., Lugduni Batavorum (Leyde). 296 pp.
- Bullock, T. H. y Horridge, G. A., 1965. *Structure and function in the nervous systems of invertebrates. Vol. II*. San Francisco. W. H. Freeman. pp. 801-1719.
- Chappuis, P. A., 1942. Eine neue Methode zur Untersuchung der Grundwasserfauna. *Acta scientiarum mathematicarum et naturalium*, 6: 1-7.
- Chen, J. Y., Ramsköld, L. y Zhou, G. Q., 1994. Evidence for monophyly and arthropod affinity of Cambrian giant predators. *Science*, 264: 1304-1308.
- Claxton, S. K., 1998. A revision of the genus *Minibiotus* (Tardigrada: Macrobiotidae) with description of eleven new species from Australia. *Records of the Australian Museum*, 50 (2): 125-160.
-

- Claxton, S., 1999. *Milnesioides exsertum* gen. n. sp. n., a new tardigrade from Australia (Tardigrada: Milnesiidae). *Zoologischer Anzeiger*, 230: 183-190.
- Clustan limited, 2000. *Clustan graphics version 5.25*. Clustan limited.
- Collins, M. y Bateman, L., 2001. The ecological distribution of tardigrades in Newfoundland. *Zoologischer Anzeiger*, 240: 291-297.
- Colwell, R. K., 1997. *EstimateS, statistical estimation of species richness and shared species from samples*. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Colwell, R. K. y Coddington, J. A., 1995. *Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. Biodiversity, measurement and estimation*. D. L. Hawksworth. Chapman y Hall. London.
- Cooper, K. W., 1964. The first fossil tardigrade: *Beorn leggi* Cooper, from cretaceous amber. *Psyche*, 71: 41-48.
- Corti, B., 1774. Osservazioni microscopiche sulla Tremella e sulla circolazione del fluido in una Pianta acquicola. *Lucca (Tardigrada)*. pp. 97- 100.
- Cousin, S. H., 1991. Species Diversity Measurement: choosing the Right Index. *Tree*, 6 (6): 190-192.
- Crins, W. J., 1990. Phylogenetic considerations below the sectional level in *Carex*. *Can. J. Bot.*, 68: 1433-1440.
- Crisp, M. y Kristensen, R. M., 1983. A new marine interstitial eutardigrade from east Greenland, with comments on habitat and biology. *Videnskabelige Meddelelser fra naturhistorik Forening*, 144: 99-114.
- Crowe, J. H., 1971. Anhydrobiosis: an unsolved problem. *American Naturalist*, 105 (946): 563-573.
- Crowe, J. H., 1972. Evaporative water loss by tardigrades under controlled relative humidity. *Biol. Bull.*, 142: 267-292.
- Crowe, J. H., 1975. The physiology of criptobipsisin tardigradades. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia*, 32 (Supl.): 37-59.
- Crowe, J. H., Newell, I. M. y Thompson, W. W., 1971. Cuticle formation in the tardigrade *Macrobiotus areolatus* Murray. *J. Microsc.*, 11: 121-132.
- Crowe, J. H., Carpenter, J. F. y Crowe, L. H., 1998. The role of vitrification in anhydrobiosis. *Ann. Rev. Physiol.* 1998: 73-103.
- Crowe, J. H. y Crowe, L. M., 2000. Preservation of mammalian cells learning nature's tricks. *Nature Biotechnology*, 18 (2): 145-146.
- Cuénot, L.. 1932. 24. Tardigrades. Faune de France. P. de Beauchamp y L. Chopard. . Paris
- Da Cunha, A. X., 1941. Tardigrados da Fauna Portuguesa. *Memorias e Estudos do Museu Zoologico da Universidade da Coimbra*, 120: 1-25.

-
- Da Cunha, A. X., 1943. Un Tardigrade nouveau du Portugal: *Hypsibius placophorus* sp. nov. *Memorias e Estudos do Museu Zoologico da Universidade da Coimbra*, 143: 1-3.
- Da Cunha, A. X., 1944a. Tardigrados do Fauna Portuguesa II. *Memorias e Estudos do Museu Zoologico da Universidade da Coimbra*, 15: 1-11.
- Da Cunha, A. X., 1944b. *Echiniscus multispinosus* sp. n., un Tardigrade nouveau de la Faune Portugaise. *Memorias e Estudos do Museu Zoologico da Universidade da Coimbra*, 159: 1-5.
- Da Cunha, A. X., 1947a. Tardigrados do Fauna Portuguesa III. *Memorias e Estudos do Museu Zoologico da Universidade da Coimbra*, 177: 1-8.
- Da Cunha, A. X., 1947b. Description d'un Tardigrade nouveau de la Faune Portugaise: *Parechiniscus unispinosus* sp. n.. *Memorias e Estudos do Museu Zoologico da Universidade da Coimbra*, 180: 1-5.
- Da Cunha, A. X., 1948. Tardigrados do Fauna Portuguesa IV. *Memorias e Estudos do Museu Zoologico da Universidade da Coimbra*, 188: 1-5.
- Dastych, H., 1980. *Macrobiotus kurasi* sp. nov., a new species of Tardigrada from Mountains of Uganda. *Bulletin de L'Academie Polonaise des Sciences*, XXVII (10/11).
- Dastych, H., 1983. *Apodibius confusus* gen. n. sp. n., a new water-bear from Poland (Tardigrada). *Bulletin of the Polish Academy of Sciences Biology*, 31 (1/12): 41-47.
- Dastych, H., 1984a. *Isohypsibius jakieli* sp. nov., a new species of Tardigrada from Poland. *Bulletin of the Polish Academy of Sciences Biology*, 32 (3/4): 133-135.
- Dastych, H., 1984b. The Tardigrada from Antarctic with descriptions of several new species. *Acta Zoologica Cracov.*, 27 (19): 377-436.
- Dastych, H., 1984b. The tardigrada from Antarctic with description of several new species. *Acta Zoologica Cracoviana*, 27 (19): 377-436.
- Dastych, H., 1985. West Spitsbergen Tardigrada. *Acta Zoologica Cracov.*, 28 (3): 169-214.
- Dastych, H., 1987a. Altitudinal distribution of Tardigrada in Poland. *Selected Symposia and Monograph U. Z. I.*, 1: 159-176.
- Dastych, H., 1987b. Two new species of Tardigrada from Canadian Subarctic with some notes on sexual dimorphism in the family Echiniscidae. *Entomological Mitt. Zool. Mus. Hamburg*, 8 (129): 319-334.
- Dastych, H., 1992. *Paradiphascon manningi* gen. n. sp. n., a new water bear from South Africa, with erecting of a new subfamily Diphasconinae. *Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst.*, 89: 125-139.
- Dastych, H., 1993. A new genus and four new species of semiterrestrial water-bears from South Africa (Tardigrada). *Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst.*, 90: 175-186.
- Dastych, H. y Harris, J. M., 1994. A new species of the genus *Hebesuncus* from the Antarctic nunataks, Dronning Maud Land (Tardigrada). *Entomological Mitt. Zool. Mus. Hamburg*, 11 (150): 139-145.
-

- Dastych, H. y Harris, J. M., 1995. A new species of the genus *Macrobiotus* from inland nunataks in the western Dronning Maus Land, continental Antarctica (Tardigrada). *Entomological Mitt. Zool. Mus. Hamburg*, 11 (151): 175-182.
- Dastych, H. y McInnes, S. J., 1996. A new species of the genus *Diphascon* (Tardigrada) from the Maritime Antarctic. *Entomological Mitt. Zool. Mus. Hamburg*, 12 (153): 35-41.
- Davis, R. C., 1981. Structure and function of two Antarctic terrestrial moss communities. *Ecol. Monographs*, 51 (2): 125-143.
- Davolio, E., Manicardi, G. C. y Volpi, N., 1987. Determination of ATP and ATPase activity in *Macrobiotus richtersi* and *Pseudobiotus megalonyx* (Tardigrada). *Selected Symposia and Monograph U. Z. I.*, 1: 81-85.
- Delsuc, F., Catzeffli, F. M., Stanhope, M. J. y Douzery, E. J. P., 2001. The evolution of armadillos, anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies for the status of the enigmatic fossil Eurotamandua. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B. Biological Sciences*, 268 (1476): 1605-1615.
- De Rosa, R., Grenier, J. K., Andreeva, T., Cook, C. E., Adoutte, A., Akam, M., Carroll, S. B. y Balavoine, G., 1999. Hox genes in brachiopods and priapulids and protostome evolution. *Nature*, 399 (6738): 772-776.
- De Queiroz, K. and Good, D. A., 1997. Phenetic clustering in Biology. A critique. *The Quarterly Review of Biology*, 72 (1): 3-30.
- De Zio Grimaldi, S. y Gallo D'Addabbo, M., 1987. *Archechiniscus minutus* n. sp. and its systematic position within Arthrotardigrada (Tardigrada, Heterotardigrada). *Selected Symposia and Monograph U. Z. I.*, 1: 253-260.
- Dewel, R. A. y Dewel, W. C., 1996. The brain of *Echiniscus viridissimus* Peterfi, 1956 (Heterotardigrada): a key to understanding the phylogenetic position of tardigrades and the evolution of the arthropod head. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 116: 35-49.
- Dewel, R. A. y Dewel, W. C., 1997. 10. *The place of tardigrades in arthropod evolution. Arthropod relationships, systematics associations special volume series 55*. R. A. Fortey y R. H. Thomas. Chapman y Hall. London.
- Dewel, R. A., Joines, J. D. y Bond, J. J., 1985. A new chytridiomycete parasitizing the tardigrade *Milnesium tardigradum*. *Canadian Journal of Botany*, 63 (9): 1525-1534.
- Dewel, R. A., Dewel, W. C. y Roush, B. G., 1992. Unusual cuticle-associated organs in the Heterotardigrada *Echiniscus viridissimus*. *Journal of Morphology*, 212: 123-140.
- Dewel, R. A., Nelson, D. R. y Dewel, W. C., 1993. *Tardigrada. Microscopic Anatomy of Invertebrata. Vol. 12. Onychophora, Chilopoda and Lesser Protostomata. I*. Wiley-Liss.
- Dougherty, E. C., 1964. Cultivation and nutrition of micrometazoa. I. The Antarctic strain of the tardigrade *Hypsibius arcticus* (Murray, 1907) Marcus, 1928. *Trans. amer. Microc. Soc.*, 83: 7-11.

-
- Doyère, L., 1840. *Memorie sur les Tardigrades. Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Paris, Serie 2, 14: 269-361.*
- Du Bois-Reymond Marcus, E., 1944. *Sobre tardigrados brasileiros. Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo, 1: 1-19.*
- Durante Pasa, M. V. y Maucci, W., 1972. *Descrizione di Hypsibius (Isohypsibius) basalovoi sp. nov. e altre notizie sui tardigradi veronese. Memorie dell Museo Civico di Storia Naturale, verona, 20: 275-280.*
- Dujardin, F., 1852. *Sur les tardigrades. Ann. Sc. Nat., Paris, Series 3, 15: 160-166.*
- Dunn, G. y Everitt, B. S., 1982. *An introduction to mathematical taxonomy. Cambridge studies in Mathematical Biology. 5. C. Cannings y F. Hoppensteadt. University Press. Cambridge.*
- Dutrochet, H. J., 1812. *Recherches sur les rotifères. Ann. Mist. Nat. Paris, 19.*
- Dutrochet, H. J., 1837. *Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux. Bruxelles.*
- Eibye-Jacobsen, J., 1996. *On the nature of pharyngeal muscle cells in the Tardigrada. Zoological Journal of the Linnean Society, 116: 123-138.*
- Eibye-Jacobsen, J., 2001. *Are the supportive structures of the tardigrade pharynx homologous throughout the entire group?. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 39 (1/2): 1-11.*
- Ehrenberg, C. G., 1848. *Fortgesetzte beobachtungen v. s. w. mit nachtrag und novarum specierum diagnosis. Mem. Ber. Ak. Wiss. Berlin.*
- Ehrenberg, C. G., 1853. *Diagnosis novarum formarum. Mem. Ber. Ak. Wiss. Berlin.*
- Ehrenberg, C. G., 1859. *Beitrag zur bestimmung des stationären mikroskopischen lebens in 20.000 Fuss Alpenhöhe. Abh. Ak. Wiss. Berlin.*
- Eichorn, J. C., 1775. *Beiträge zur natur. Geschichte der kleinsten wasser-Thierchen. Danzig.*
- Emerson, S. B. y Hastings, P. A., 1998. *Morphological correlation in evolution: Consequences for phylogenetic analysis. The Quarterly Review of Biology, 73 (2): 141-162.*
- Eroglu, A., Russo, M. J., Bieganski, R., Fowler, A., Cheley, S., Bayley, H. y Torner, M., 2000. *Intracellular trehalose improves the survival of cryopreserved mammalian cells. Nature Biotechnology, 18 (2): 163-167.*
- Estabrooks, G. F., 1984. *Phylogenetic trees and character-state trees. En: T. Duncan and T. F. Stuessy [Eds.]. Cladistics: Perspective on the reconstruction of evolutionary history. Columbia University Press. New York. pp 135-151.*
- Estabrooks, G. F., 1983. *The causes of character incompatibility. En: J. Felsenstein [Ed.]. Numerical Taxonomy. Springer-Verlag. Berlin. pp. 279-295.*
-

- Ewing, H. E., 1937. *Arachnids*. En: F. M. Carpenter, J. W. Folsom, E. O. Essing, A. C. Kinsey, C. T. Brues, M. W. Boesel y H. E. Ewing [Eds.]. *Insects and arachnids from Canadian amber*. University of Toronto Study Geology Serie, 40. pp 56-62.
- Farris, J., 1970. Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology*, 18: 83-92.
- Felsenstein, J., 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125 (1):1-15.
- Felsenstein, J., 1988. Phylogenies and quantitative characters. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 19: 445-471.
- Fontoura, A. P., 1981. Contribution pour l'étude des tardigrades terrestres du Portugal avec la description d'une nouvelle espèce du genre *Macrobiotus*. *Publicações do Instituto de Zoologia 'Dr. Augusto Nobre'*. *Faculdade de Ciências do Porto*, 160:1-24.
- Fontoura, A. P., 1982. Deux nouvelles espèces de Tardigrades muscicoles du Portugal. *Publicações do Instituto de Zoologia 'Dr. Augusto Nobre'*. *Faculdade de Ciências do Porto*, 165: 5-19.
- Franceschi, T., Loi, M. L. y Pierantoni, R., 1962-1963. Risultati di una prima indagine ecologica condotta su popolazioni di tardigradi. *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, 32: 69-93.
- Franceschi Cripa, T. y Lattes, A., 1967. Analisi della variazione della lunghezza degli esemplari di una popolazione di *Macrobiotus hufelandi* Schultze in rapporto alla mute. *Boll. Ist. Biol. Univ. Genova*, XXXV, n° 225: 45-54.
- Franceschi Cripa, T., Lattes, A. y Chessa, M. G., 1968. Primo studio sulla fine struttura della cellula del *phylum* Tardigrada. *Boll. di Zool. (U.Z.I.)*, 35: 317.
- Franceschi Cripa, T. y Lattes, A., 1968-1969. Ulteriore contributo allo studio della variazione della lunghezza de *Macrobiotus hufelandi* Schultze in rapporto alla mute. *Boll. Ist. Biol. Univ. Genova*, 36: 41-45.
- Franks, F., 1985. *Biophysics and biochemistry at low temperatures*. Cambridge University Press.
- Franz, H., 1952. Etat de nos connaissances sur la microfaune du sol. *Coll. Int. Centre. Rech. Sc. Ecol.*, 33: 241.
- Garagna, S., Rebecchi, L. y Guidi, A., 1996. Genome size variation in Tardigrada. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 116: 115-121.
- Garey, J. R., 2001. Ecdysozoa: the relationship between Cycloneuralia and Panarthropoda. *Zoologischer Anzeiger*, 240: 321-330.
- Garey, J. R. y Schmidt-Rhaesa, A., 1998. The essential role of "Minor" phyla in molecular studies of Animal Kingdom. *American Zoologist*, 38: 907-917.
- Garey, J. R., Krotec, M., Nelson, D. R. y Brooks, J., 1996. Molecular analysis supports a tardigrade-arthropod association. *Invertebrate Biology*, 115 (19): 79-88.
- Garey, J. R., Nelson, D. R., Mackey, L. J. y Li, J., 1999. Tardigrade phylogeny: congruency of morphological and molecular evidence. *Zoological Anzeiger*, 238: 205-210.

- Gaston, K. J., 1994. *Rarity*. Chapman y Hall. London. 205 pp.
- Giribet, G. y Ribera, C., 2000. A review of arthropod phylogeny: new data based on ribosomal DNA sequences and direct character optimization. *Cladistics*, 16: 204-231.
- Giribet, G., Carranza, S., Baguna, J., Rintot, M. y Ribera, C., 1996. First molecular evidence for the existence of a Tardigrada + Arthropoda clade. *Molecular Biology and Evolution*, 13 (1): 76-84.
- Giribet, G., Edgecombe, G. D. y Wheeler, W. C., 1999b. Sistemática y filogenia de artrópodos: Estado de la cuestión con énfasis en análisis de datos moleculares. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 26: 197-212.
- Goeze, J. A. E., 1773. *Über den kleinen wasserbär*. En: H. K. Bonnet [Ed.]. *Abhandlungn aus der Insectologie*. Übers. Usw, 2. Beobachtg. pp. 67.
- Goldstein, B. y Blaxter, M., 2002. Tardigrades. *Current Biology*, 12: R475.
- Goloboff, P. A., 1998a. Tree searches under Sankoff. *Cladistics*, 14: 229-237.
- Goloboff, P. A., 1998b. *Principios básicos de Cladística*. Sociedad Argentina de Botánica. Buenos Aires.
- Greven, H., 1979. Notes on the structure of vasa Malpighii in the eutardigrade *Isohypsibius augusti* (Murray, 1907). *Zez. Nauk. Univew. Jagiell., Krakow*, 79: 87-95.
- Greven, H., 1982. Homologues or analogues. A survey of some structural patterns in Tardigrada. *Proceedings of the III International Symposia of Tardigrada*, Jonhson City: 55-75.
- Greven, H. y Greven, W., 1987. Observations on the permeability of the tardigrade cuticle using lead as ionic trader. *Selected Symposia and Monograph U. Z. I.*, 1: 35-43.
- Greven, H. y Schüttler, L., 2001. How to crawl and dehydrate on moss. *Zoologischer Anzeiger*, 240: 341-344.
- Grimaldi de Zio, S. y D'Addabbo Gallo, M., 1975. Sviluppo postembrionale e mute in *Batillipes pennaki* Marcus (Heterotardigrada). *Riv. Biol. Perugia*, 68: 243-263.
- Grimaldi de Zio, S. y Villora Moreno, S., 1996. *Halechiniscus chafarinensis* n. sp. (Halechiniscidae), a new marine Tardigrada from the Alboran Sea (SW Mediterranean Sea). *Cahiers de Biologie Marine*, 36(4): 285-289.
- Guidetti, R., 1998. Two new species of Macrobiotidae (Tardigrada: Eutardigrada) from United States of America, and some taxonomic considerations of the genus *Murrayon*. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 111 (3): 663-673.
- Guidetti, R., 1999. *Nuovi approcci all'ecologia e alla sistematica dei tardigradi*. Tesis Doctoral. Modena. Università degli studi di Modena e Reggio Emilia. 179
- Guidetti, R. y Bertolani, R., 2001a. An evolutionary line of the Macrobiotidae (Tardigrada, Macrobiotidae): *Calcarobiotus* and related species. *Zoologischer Anzeiger*, 240: 229-233.

- Guidetti, R. y Bertolani, R., 2001b. Phylogenetic relationships in the Macrobiotidae (Tardigrada: Eutardigrada: Parachela). *Zoologischer Anzeiger*, 240: 371-376.
- Guidetti, R. and Pilato, G. 2003. Revision of the genus *Pseudodiphascon* (Tardigrada, Macrobiotidae), with the erection of three new genera. *Journal of Natural History*, 37 (14): 1679-1690.
- Guidetti, R., Rebecchi, L. y Bertolani, R., 2000. Cuticle structure and systematics of Macrobiotidae (Tardigrada, Eutardigrada). *Acta Zoologica*, 81. 27-36.
- Guidi, A. y Rebecchi, L., 1996. Spermatozoan morphology as a character for tardigrade systematics: comparison with sclerified parts of animals and eggs in eutardigrades. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 116: 101-113.
- Guil, N., 2002. Diversity and distribution of tardigrades (Bilateria, Tardigrada) from the Iberian Peninsula, Balearic Islands and Chafarinas Islands. *Graellsia*, 58 (2): 75-94.
- Guo, N., Puhlev, I., Brown, D. R., Mansbridge, J. y Levine, F., 2000. Trehalose expression confers desiccation tolerance on human cells. *Nature Biotechnology*, 18 (2): 168-171.
- Haeckel, E., 1889. *Natürliche schöpfungsgeschichte*. Berlin.
- Haeckel, E., 1896. *Systematische phylogenie der wirbellosen Thiere*, vol. 2. Berlin.
- Hallas, T. E., 1972. Some consequences of varying egg-size in Eutardigrada. *Vidensk. Medd. Dansk. Naturh. For.*, 135: 21-31.
- Hallas, T. E., 1978. Habitat preference in terrestrial tardigrades. *Annales Zoologici Fennici*, 15 (1): 66-68.
- Hallas, T. E. y Yeates, G. W., 1972. Tardigrada of the soil and litter of a Danish beech forest. *Pedobiologia*, 12: 287-304.
- Hausdorf, B., 2000. Early evolution of the Bilateria. *Systematic Biology*, 49: 130-142.
- Heinis, F. R., 1908. Beitrag zur Kenntnis der Moosfauna der kanarischen Inseln. *Zoologischer Anzeiger*, XXXIII. 711-720.
- Hinegardner, R., 1976. *Evolution of the genome size*. En: F. J. Ayala [Ed.]. *Molecular evolution*. Sunderland M. A, Sinauer. pp. 179-199.
- Hochachka, P. W. y Somero, G. N., 1984. *Biochemical adaptation*. Princenton University Press, New York.
- Hofmann, I., 1987. Habitat preference of the most frequent moss-living Tardigrada in the area of Giessen (Hessen). *Selected Symposia and Monographs U. Z. I.*, 1. pp. 211-216.
- Holder, M. y Lewis, P. O., 2003. Phylogeny estimation: traditional and bayesian approaches. *Genetics. Nature reviews*, 4: 275-283.
- Horning, D. S., Schuster, R. O. y Grigarick, A. A., 1978. Tardigrada of New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 5: 185-280.

- Hortal, J., 2004. *Selección y diseño de áreas prioritarias de conservación de la biodiversidad mediante sinecología. Inventario y modelización predictiva de la distribución de los escarabeidos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeoidea) de Madrid*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- Hortal, J., García-Pereira, P. y García-Barros, E., 2004. Butterfly species richness in mainland Portugal: predictive models of geographic distribution pattern. *Ecography*, 27: 68-82.
- Huelsenbeck, J. P. y Ronquist, F., 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics Applications Note*, 17 (8): 754-755.
- Huelsenbeck, J. P., Ronquist, F., Nielsen, R. y Bollback, J. P., 2001. Bayesian inference of phylogeny and its impact on Evolutionary Biology. *Science*, 294: 2310-2314.
- Hurlbert, S. H., 1971. The non concept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52 (4): 577-586.
- Ito, M., 1990. A new species of the genus Itaquacon (Eutardigrada: Hypsibiidae) from Taiwan. *Edaphologia*, 43: 1-4.
- Ito, M., 1991. Taxonomic study on the Eutardigrada from the Northern slope of Mt. Fuji, Central Japan. I. Families Calohypsibiidae and Eohypsibiidae. *Proceedings of the Japanese Society of Systematic Zoology*, 45: 30-43.
- Ito, M., 1995. Taxonomic study on the Eutardigrada from the Northern slope of Mt. Fuji, Central Japan. II. Family Hypsibiidae. *Proceedings of the Japanese Society of Systematic Zoology*, 53: 18-39.
- Ito, M., 1997. Taxonomic study on the Eutardigrada from northern slope of Mt. Fuji, central Japan. III. Families Macrobatiidae and Milnesiidae. *Species Diversity*, 2 (2): 167-178.
- Ito, M., 1999. Ecological distribution, abundance, and habitat preference of terrestrial Tardigrades in various forest on the northern slope of Mt. Fuji, central Japan. *Zoologischer Anzeiger*, 238: 225-234.
- Jongman, R. H. G., Braak, C. J. F. y van Tongeren, O. F. R., 1995 *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge university Press. Cambridge, UK.
- Jönsson, K. I., 2001. The nature of selection and anhydrobiotic capacity in tardigrades. *Zoologischer Anzeiger*, 240: 409-417.
- Jönsson, K. I. y Bertolani, R., 2001. Facts and fiction about long-term survival in tardigrades. *The Zoological Society of London*, 255: 121-123.
- Jönsson, K. I., Borsari, S. y Rebecchi, L., 2001. Anhydrobiotic survival in populations of the tardigrade *Richtersius coronifer* and *Ramazzottius oberhaeuseri* from Italy and Sweden. *Zoologischer Anzeiger*, 240: 419-423.
- Jorgensen, A., 1999. Cladistic analysis of the Echiniscidae Thulin, 1928 (Tardigrada: Heterotardigrada: Echiniscoidea). *Steenstrupia*, 25: 11-23.
- Jorgensen, A. y Kristensen, R. M., 2003. Molecular phylogeny of Tardigrada -investigation of the monophyly of Heterotardigrada. *Molecular phylogenetics and evolution*, 32: 666-670.

- Juan, C. y Petitpierre, E., 1991. Evolution of genome size in darkling beetles (Tenebrionidae, Coleoptera). *Genome*, 34: 169-173.
- Juberthie, C. y Decu, V., 1998. *Tardigrada*. En: C. Juberthie y V. Decu [Eds.]. *Enciclopedia Biospeleologica*.
- Juberthie, C. y Decu, V., 1999. *Tardigrada*. En: C. Juberthie y V. Decu [Eds.]. *Enciclopedia Biospeleologica*.
- Kaczmarek, L., Michalczyk, L. y Weglarska, B., 2002. *Itaquascon mongolicus*, a new species of Eutardigrada from Mongolia (Eutardigrada: Hypsibiidae). *Wroclaw*, 10 (IV): 1-3.
- Karaman, S., 1935. Die fauna der unterirdischen Gewässer Jugoslaviens. *Verhandl. IVL* (7) 5: 46-73.
- Kathman, R. D., 1990. Eutardigrada from Vancouver Island, British Columbia, Canada, including a description of *Platicrista cheleusis* n. sp.. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 1880-1895.
- Kathman, R. D. y Cross, S. F., 1991. Ecological distribution of moss-dwelling tardigrades on Vancouver island, British Columbia, Canada. *Canadian journal of Zoology*, 69: 122-129.
- Kaufman, J., 1851. Ueber die Entwicklung und systematische Stellung der Tardigraden. *Zeitschr. Wiss. Zool. Leipzig*, 3 (2): 220-232.
- Kennel, J. von, 1891. *Die verwandtschaftsbeziehungen und die abstammung der tardigraden*. S. Ber. Dorp. Naturf. ges. Jhr. Dorpat.
- Kinchin, I. M., 1987. The moss fauna 1: Tardigrades. *Journal of Biological Education*, 21 (4): 288-290.
- Kinchin, I. M., 1994. *The biology of tardigrades*. Portland Press. London. 186 pp.
- Kinchin, I. M., 1995. Evolutionary trends in the tardigrades. *Quekett Journal of Microscopy*, 37: 493-498.
- Kluge, A. G., 2001. Parsimony with and without scientific justification. *Cladistics*, 17 (2): 199-210.
- Kristensen, R. M., 1979. On the fine structure of *Batillipes noerrevangi* Kristensen, 1977 (Heterotardigrada). 3. Spermiogenesis. *Zesz. Nauk. Uniw. Jagiell., Krakow*, 79: 97-105.
- Kristensen, R. M., 1982a. The first record of cyclomorphosis in Tardigrada based on a new genus and species from Arctic meiobenthos. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 20 (4): 249-270.
- Kristensen, R. M., 1982b. New aberrant eutardigrades from homothermic springs on Disko Island, West Greenland. *Proceedings of the III International Symposium on the Tardigrada*. East Tennessee State University Press. Tennessee.
- Kristensen, R. M., 1984. On the biology of *Wingstrandarcus corallinus* nov. gen et spec. with notes on the symbiotic bacteria in the subfamily Florarctinae (Arthrotardigrada). *Vidensk. Meddr. dan naturhistorik Foren.*, 145: 201-218.

-
- Kristensen, R. M., 1987. Generic revision of the Echiniscidae (Heterotardigrada), with a discussion of the origin of the family. *Selected Symposia and Monograph U. Z. I.*, 1: 261-335.
- Kristensen, R. M. y Hallas, T. E., 1980. The tidal genus Echiniscoides and its variability, with erection of Echiniscoidea fam. n.. *Zoological Scripta*, 9 (2): 113-127.
- Kristensen, R. M. y Hay-Schmidt, A., 1989. The protonephridia of the arctic Kynorhynch *Echinoderes aquilonius* (Cydorrhagida, Echinodenidae). *Acta Zoologica*, 70: 13-27.
- Kristensen, R. M. y Higgins, R. P., 1984. A new family of Arthrotardigrada (Tardigrada, Heterotardigrada) from the Atlantic coast of Florida, U.S.A. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 103: 295-311.
- Lande, R., 1996. Statistics and partitioning of species diversity and similarity among multiple communities. *Oikos*, 76: 5-13.
- Legendre, P. y Legendre, L., 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Science. The Netherlands. 853 pp.
- Leise, E. M., 1990. Modular construction of nervous systems: a basic principle of design for invertebrates and vertebrates. *Brain Research Reviews*, 15: 1-23.
- Lewin Osorio, M., 1984. Nota sobre los tardígrados muscícolas de Cataluña. *Publicaciones del Departamento de Zoología (Barcelona)*, 10: 39-49.
- Lewis, P. O., 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology*, 50 (6): 913-925.
- Lincoln, R. J. y Sheals, J. G., 1979. *Invertebrate animals. Collection y Conservation*. British Museum (Natural History). Cambridge University Press. London. 150 pp.
- Maas, A. y Waloszek, D., 2001. Cambrian derivatives of the early Arthropod stem lineage, Pentastomids, Tardigrades and Lobopodians- An 'Orsten' perspective. *Zoologische Anzeiger*, 240: 451-459.
- Madrid Moreno, J., 1907. Análisis micrográfico de los sedimentos del depósito del Canal del Lozoya. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 7: 393-396.
- Madrid Moreno, J., 1911. Datos para el estudio de plankton del río Lozoya. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, XI: 173-176.
- Manicardi, G. C., 1989. Two new species of soil moss eutardigrades (Tardigrada) from Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 67 (9): 2282-2285.
- Marcus, E., 1929. *Tardigrada*. En: *Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. Leipzig, 5. 608 pp.
- Marcus, E., 1936. *Tardigrada. Das Tierreich*, Vol. 66. W. D. Gruyter. Berlin & Leipzig.
- Marrugan, A. E., 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. New Jersey. 179 pp.
-

- Maucci, W., 1954. Tardigradi nuovi della Fauna Italiana. *Estratto dagli Atti della Società Italiana di Scienze Naturali*, XCIII (III-IV): 578-585.
- Maucci, W., 1972. Tardigradi muscicoli della Turchia. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, XX: 169-221.
- Maucci, W., 1979. Osservazioni sul valore tassonomico di *Macrobiotus recens* Cuénot, 1932 (Tardigrada, Macrobiotidae). *Natura, Milano*, 70 (4): 258-264.
- Maucci, W., 1980. Analisi preliminari di alcuni dati statistiche: sulla ecologia dei tardigradi muscicoli. *Bollettino del Museo Civico di storia Naturale di Verona*, 7: 1-47.
- Maucci, W., 1982. Sulla presenza in Italia di *Cornechiniscus holmeni* (Petersen, 1951) e descrizione di *Macrobiotus hyperonyx* sp. nov. (Tardigrada). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, IX: 175-179.
- Maucci, W., 1983. *Echiniscus biscalptus* n. sp. del Marocco, ed *Echiniscus lichenorum* n. sp., del Portogallo (Tardigrada, Echiniscidae). *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale Milano*, 124 (3/4): 257-261.
- Maucci, W., 1985. Materiale per una revisione del genere *Echiniscus* Schultze, 1840. 1. Il compresso *blumi* (Heterotardigrada, Echiniscidae). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 12: 109-139.
- Maucci, W., 1987. A contribution to the knowledge of the North American Tardigrada with emphasis on the fauna of Yellowstone National Park (Wyoming). *Selected Symposia and Monograph U. Z. I.*, 1: 187-210.
- Maucci, W., 1988b. Tardigrada from Patagonia (Southern South America) with description of three new species. *Rev. Chilena Ent.*, 16: 5-13.
- Maucci, W., 1988c. Tardigradi della Mongolia esterna, con descrizione di *Macrobiotus mongolicus* sp. nov. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 14: 339-349.
- Maucci, W., 1991a. Due nuove specie di tardigradi muscicoli della Spagna. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 15: 257-264.
- Maucci, W., 1991b. Tre nuove specie di Eutardigradi della Groenlandia meridionale. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 15: 279-289.
- Maucci, W. y Durante Pasa, V., 1984a. *Macrobiotus lusitanicus* sp. nov. nuova specie di eutardigrado del portogallo nord-occidentale. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 11: 319-326.
- Maucci, W. y Durante Pasa, V., 1984b. Tardigradi della Penisola Iberica. *Miscellanea Zoologica*, 8: 67-80.
- Maucci, W. y Durante Pasa, V., 1985. Il Tardigradi della fauna Portoghese. *Anais da Faculdade de Ciencias, Universidade do Porto*, 65 (1/4): 127-174.
- Maucci, W. y Ramazzotti, G., 1981. *Pseudechiniscus* gruppo *cornutus*, con descrizione di una nuova specie (Tardigrada, Echiniscidae). *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia Dott. Marco de Marchi*, 39: 147-151.

- May, R. H., Maria, M. y Guimard, J., 1964. Actions différentielles des rayons x et ultraviolets sur le tardigrade *Macrobiotus areolatus*, a l'état actif et desséché. *Bull. Biol. France Belgique*, 98: 349-367.
- May, R. M., 1948. *La vie des Tardigrades*. Gallimard [Ed.]. Paris.
- Mayr, E., 1992. A local flora and biological species concept. *American Journal of Botany*, 79: 222-238.
- McInnes, S. J., 1991. Notes on tardigrades from the Pyrenees, including one new species. *Pedobiologia*, 35 (1): 11-26.
- McInnes, S. J., 1994. Zoogeographic distribution of terrestrial/freshwater tardigrades from current literature. *Journal of Natural History*, 28: 257-352.
- McInnes, S. J. y Ellis-Evans, J. C., 1987. Tardigrades from maritime Antarctic freshwater lakes. *Selected Symposia and Monograph U. Z. I.*, 1: 111-123.
- Meacham, C. A., 1984. The role of hypothesized direction of characters in the estimation of evolutionary history. *Taxon*, 33 (1): 26-38.
- Meacham, C. A. and Estabrooks, G. F., 1985. Compatibility methods in systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 16: 431-446.
- Mihelcic, F., 1949. Nuevos biotopos de tardígrados. Contribución al conocimiento de la ecología de los tardígrados. *Anales de Edafología y Fisiología Vegetal*, 8: 511-526.
- Mihelcic, F., 1954. Contribución al conocimiento de los tardígrados en España. estudio sistemático-ecológico. *Anales de Edafología y Fisiología Vegetal*, 13: 103-109.
- Mihelcic, F., 1955. Zweineue Tardigradenarten aus Spaen. *Zoologischer Anzeiger*, 155 (11/12): 309-311.
- Miller, W. R., Miller, J. D. y Heatwole, H., 1996. Tardigrades of the Australian Antarctic territories: the Windmill Islands, East Antarctica. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 116: 175-184.
- Mobjerg, N. y Dahl, C., 1996. Studies on the morphology and ultrastructure of the Malpighian tubules of *Halobiotus crispae* Kristensen, 1982 (Eutardigrada). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 116: 85-99.
- Monturiol, F., 1987. Suelos. En: E. Fernández Galiano y A. Ramos Fernández [Eds.]. *La Naturaleza de Madrid*. Comunidad de Madrid, Consejería de Agricultura y Ganadería. Madrid. pp. 135-151.
- Moon, S. Y. y Kim, W., 1990. A new species of Echiniscus (Tardigrada: Echiniscidae) from Korea. *The Korean Journal of Systematic Zoology*, 6 (2): 231-234.
- Moon, S. Y. y Kim, W., 1996. Phylogenetic position of yhe Tardigrada based on the 18S ribosomal RNA gene sequence. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 116 (1/2): 61-62.
- Moon, S. Y., Kim, W. y Bertolani, R., 1994. *Doryphoribius koreanus*, a new species of Tardigrada from Korea. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 107 (3): 514-516.

- Moreno, C. E., 2001. Métodos para medir la biodiversidad. *M&T - Manuales y Tesis*, 1: 1-84.
- Morgan, C., 1977. Population dynamics of two species of Tardigrada, *Macrobiotus hufelandi* (Schultze) and *echiniscus (Echiniscus) testudo* (Doyère), in roof moss from Swansea. *J. Anim. Ecol.*, 46: 263-279.
- Morone de Lucia, M. R., Grimaldi de Zio, S. y D'Addabbo Gallo, M., 1984. Description of *Parastygarctus biungulatus* n. sp. and hypothesis of phylogeny in Stygarctidae family (Heterotardigrada, Arthrotardigrada). *Oebalia*, 10 N. S.: 85-94.
- Müller, O. F., 1785. Von der Bär thierchen. *Arch. z. Insektenf., Zurich*, 6: 25-31.
- Murray, J., 1905. The Tardigrada of the Forth valley. *Ann. Scot. Nat. Hist.*
- Murray, J., 1910. Tardigrada. *Rep. Sc. Invest. Brit. Ant. Exep., 1907-1909, London*, 1 (5): 81-185.
- Murray, J., 1913. African tardigrada. *Journ. Roy. Micr. Soc.*
- Neff, N. A., 1986. A rational basis for a priori character weighting. *Systematic Zoology*, 35 (1): 110-123.
- Nei, M. y Kumar, S., 2000. *Molecular evolution and phylogenetics*. Oxford University press, Oxford. 333 pp.
- Nelson, D. R., 1975. Ecological distribution of tardigrades on Roan Mountain, Tennessee, North Carolina. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia Dott. Marco de Marchi.*, 32 (Suppl.): 225-276.
- Nelson, D. R., 1982. *Developmental biology of the Tardigrada*. En: F. Harrison y R. Cowden. [Eds.]. *Developmental Biology of Freshwater Invertebrates*. Alan R. Liss. New York.
- Nelson, D. R., 1991a. *Tardigrada*. En: J. H. Phrop y A. P. Covich [Eds.]. *Ecology and classification of NorthAmerican Freshwater Invertebrates*. Academic Press, Inc. San Diego, California.
- Nelson, D. R., 1991b. A new species of Diphyscon from New Brunswick, Canada (Tardigrada). *Can. J. Zool.*, 69: 1911-1915.
- Nelson, D. R., 1995. The hundred-year hibernation of the waterbear. *Natural History*, 84 (3): 62-65.
- Nelson, D. R., 2001. 15. *Tardigrada*. En: J. H. Phrop y A. P. Covich [Eds.]. *Ecology and classification of NorthAmerican Freshwater Invertebrates*. Academic Press, Inc.. San Diego, California.
- Nelson, D. R. y Higgins, R. P., 1990. *Tardigrada*. En: D. L. Dindal [Ed.]. *Soil Biology Guide*. John Wiley y Sons.
- Nelson, D. R. y Marley, N. J., 2000. The biology and ecology of lotic Tardigrada. *Freshwater Biology*, 44 (1): 93-108.
- Nelson, D. R. y McGlothlin, K. L., 1996. A new species of *Calohypsibius* (Phylum Tardigrada, Eutardigrada) from Roan Mountain, Tennessee-North Carolina, USA. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 116: 167-174.

- Nelson, D. R. y McInnes, S. J., 2002. *Chapter 7: Tardigrada*. En: S. D. Rundle, A. L. Robertson y J. M. Schmid-Araya [Eds.]. *Freshwater meiofauna: biology and ecology*. Backhuys Publisher, Leiden. The Netherlands. pp. 177-215.
- Nelson, D. R. y Schuster, R. O., 1981. *Tardigrada*. En: S. H. Hurlbert, G. Rodríguez y N. D. Santos [Eds.]. *Aquatic biota of tropical South America. Part 2: Anarthropoda*. San Diego State university. San Diego, California.
- Nelson, D. R., Kincer, C. J. y Williams, T. C., 1987. Effects of habitat disturbances on aquatic tardigrade populations. *Selected Symposia and Monograph U. Z. I.*, 1: 141-153.
- Nichols, P. B., 1999. *The ecological distribution of the Tardigrada on Dugger Nountain (NE Alabama) with respect seasonal and altitudinal variation*. Tesis doctoral. Jacksonville State University. Jacksonville, Alabama. 140 pp.
- Nicolás, J. P., 1987. *Clima*. En: E. Fernández Galiano y A. Ramos Fernández [Eds.]. *La Naturaleza de Madrid*. Comunidad de Madrid, Consejería de Agricultura y Ganadería. Madrid. pp. 69-93.
- Nielsen, C., 1995. *Animal evolution. Interrelationship of the living phyla*. Oxford University Press. Oxford.
- Nielsen, C., 2003. Defining phyla: morphological and molecular clues to metazoan. *Evolution y Development*, 5 (4): 386-393.
- Nielsen, C., Scharff, N. y Eibye-Jacobsen, D., 1996. Cladistic analysis of the Animal Kingdom. *Biological Journal of yhe Linnean Society*, 57: 385-410.
- Nitzsch, C. L., 1820. *Arctiscon tardigradum*, dass wasserbärchen. *Allg. Encycl. Wissensch. u. Künste, Leipzig*, 5.
- Nixon, K. C., 1999. The Parsimony Ratchet, a new method for a rapid parsimony a nalysis. *Cladistics*, 15: 407-414.
- Nixon, K. C., 2002. *WinClada ver. 1.00.08*. Publicado por el autor, www.cladistics.com. Ithaca, Nueva York.
- Pardo García, L., 1919. Notas preliminares sobre el plankton de Onteniente (Valencia). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, XIX (6): 289-293.
- Pardo García, L., 1921. Notas preliminares sobre el plankton de Onteniente (Valencia). *Asociación Española para el progreso de las ciencias, Congreso de Oporto*, VI: 215-220.
- Pedraza, J., 1987. *Geología y relieve*. En: E. Fernández Galiano y A. Ramos Fernández [Eds.]. *La Naturaleza de Madrid*. Comunidad de Madrid, Consejería de Agricultura y Ganadería. Madrid. pp. 11-67.
- Peet, R. K., 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 285-307.

- Pennak, R. W., 1978. *Chapter 11: Tardigrada. Freshwater Invertebrates of United States*. Wiley-Interscience publication. New York.
- Perty, M., 1834. *Die familie Xenomorphidae*. En: *Oken*, Ed., Isis, 12.
- Petersen, B., 1951. The tardigrade fauna of Greenland. A faunistic study with some few ecological remarks. *Meddelelser om Grønland, København*, 150 (5): 1-94.
- Peterson, K. J. y Eernisse, D. J.. 2001. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences. *Evolution y Development*, 3 (3): 170-205.
- Pilato, G., 1969a. Evoluzione e nuova sistemazione degli Eutardigrada. *Bolletino di Zoologia*, 36: 327-345.
- Pilato, G., 1969b. Schema per un nuova sistemazione delle famiglie e dei generi degli Eutardigrada. *Bollettino delle Sedute dell'Accademia Gioenia di Scienze Naturali in Catania*, X Serie IV: 181-193.
- Pilato, G., 1969c. Su alcuni Tardigradi muscicoli delle Alpi Apuane. *Bollettino delle Sedute dell'Accademia Gioenia di Scienze Naturali in Catania*, X Serie IV: 194-204.
- Pilato, G., 1974. Studio su *Diphascon scoticum* J. Murr., 1905 (Eutardigrada) e alcune altre specie ritenute ad esso affine. *Animalia*, 1: 73-88.
- Pilato, G., 1979. Correlations between cryptobiosis and other biological characteristics in some soil animals. *Boll. Zool.*, 46: 319-332.
- Pilato, G., 1982. The systematics of Eutardigrades. A comment. *Zeitschrift für Zoologische Systematike und Evolutions-forschung*, 20 (4): 271-284.
- Pilato, G., 1987. Revision of the genus *Diphascon* Plate, 1889, with remarks on the subfamily Itaquasconinae (Eutardigrada, Hypsibiidae). *Selected Symposia and Monograph U. Z. I.*, 1: 337-357.
- Pilato, G., 1992. *Mixibius*, nuovo genere di Hypsibiidae (Eutardigrade). *Animalia*, 19 (1/3): 121-125.
- Pilato, G., 1993. Nuove considerazioni sulla posizione sistematica del genere *Haplomacrobiotus* May, 1948 (Eutardigrada). *Animalia*, 20 (1/3): 55-58.
- Pilato, G., 1997. *Astatumen*, a new genus of the Eutardigrada (Hypsibiidae, Itaquasconinae). *Entomological Mitt. Zool. Mus. Hamburg*, 12 (156): 205-208.
- Pilato, G. y Beasley, C. W., 1987. *Haplohexapodibius seductor* n. gen n. sp. (Eutardigrada, Calohypsibiidae) with remarks on the sistematic position of the new genus. *Animalia*, 14 (1/3): 65-71.
- Pilato, G. y Binda, M. G., 1983. Descrizione di una nuova specie di eutardigrado d'Australia: *Macrobiotus joannae*. *Animalia*, 10 (1/3): 267-272.
- Pilato, G. y Binda, M. G., 1984. Precisazioni sull'apparato buccofaringeo di tipo *Diphascon* (Eutardigrada). *Animalia*, 10 (1/3): 291-302.

- Pilato, G. y Binda, M. G., 1987a. *Parascon schusteri* n. gen. n. sp. (Eutardigrada, Hypsibiidae, Itaquasconinae). *Animalia*, 14 (1/3): 91-97.
- Pilato, G. y Binda, M. G., 1987b. *Richtersia* nuovo genere di macrobiotidae e nuova definizione di *Adorybiotus* Maucci e Ramazzotti, 1981. *Animalia*, 14 (1/3): 147-152.
- Pilato, G. y Binda, M. G., 1991. *Milnesium tetralamellatum* new species of Milnesiidae from Africa (Eutardigrada). *Tropical Zoology*, 4: 103-106.
- Pilato, G. y Binda, M. G., 1996. Two new species and new records of *Macrobiotus* (Eutardigrada) from New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 23: 375-379.
- Pilato, G. y Binda, M. G., 1997. *Acutuncus*, a new genus of Hypsibiidae (Eutardigrada). *Entomological Mitt. Zool. Mus. Hamburg*, 12 (155): 159-162.
- Pilato, G. y Binda, M. G., 1997. A comparison of *Diphascon* (*D.*) *alpinum* Murray, 1906, *D.* (*D.*) *chilenense* Plate, 1889 and *D.* (*D.*) *pingue* Marcus, 1936 (Tardigrada), and description of a new species. *Zoologischer Anzeiger*, 236: 181-185.
- Pilato, G. y Binda, M. G., 1998. Two new species of *Diphascon* (Eutardigrada) from New South Wales, Australia. *New Zealand Journal of Zoology*, 25: 171-174.
- Pilato, G. y Binda, M. G., 1999. Three new species of *Diphascon* of the *pingue* group (Eutardigrada, Hypsibiidae) from Antarctica. *Polar Biol.*, 21: 335-342.
- Pilato, G. y Catanzaro, R., 1989. Tardigradi della acque dolci siciliane. IV. *Isohypsibius tuberculatus* e *Isohypsibius verae*, due nuove specie di eutardigradi dulceacquicoli di Sicilia. *Animalia*, 16: 81-88.
- Pilato, G., Binda, M. G. y Claxton, S. K., 1989. Tardigrades from Australia. II. The evaluation of *Calohypsibius ornatus* (Richters, 1900) *caelatus* (Marcus, 1928) as a valid species and description of *Minibiotus fallax* n. sp. (Eutardigrada). *Animalia*, 16: 21-27.
- Pilato, G., Binda, M. G. y Catanzaro, R., 1991a. Remarks on some tardigrades of the African fauna with the description of three new species of *Macrobiotus* Schultze, 1834. *Tropical Zoology*, 4: 167-178.
- Pilato, G., Claxton, S. K. y Horning, D. S., 1991b. Tardigrades from Australia. IV. *Diphascon* (Adropion) *gordonense*, a new species from New South Wales (Tardigrada: Eutardigrada: Hypsibiidae). *Animalia*, 18: 157-161.
- Pilato, G., Binda, M. G. y Quattieri, F., 1999a. *Diphascon* (*Diphascon*) *mitrense*, new species of eutardigrade from Tierra del Fuego. *Boll. Acc. Gioenia Sci. Nat.*, 31 (354): 101-105.
- Pilato, G., Binda, M. G. y Moncada, E., 1999b. *Itaquascon biserovi*, new species of eutardigrade from central Africa. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 32 (356): 171-176.
- Pilato, G., Binda, M. G. y Claxton, S., 2002. *Itaquascon unguiculum* and *Itaquascon cambewarrrense*: two new species of eutardigrades from Australia. *New Zealand Journal of Zoology*, 29: 87-93.

- Plate, L., 1889. beiträge zur naturgeschichte der Tardigraden. *Zool. Jahrb, Jena*, 3: 487-550.
- Platnick, N. I., 1993. Character optimitation and weighting: differences between the standard and three-taxon approach to phylogenetic inference. *Cladistics*, 9: 267-272.
- Pollock, L. W., 1970a. Reproductive anatomy of some marine Heterotardigrada. *Trans. Am. Microsc.*, 89: 308-316.
- Pollock, L. W., 1970b. *Batillipes dicrocercus* n. sp., *Stygarcus granulatus* n. sp. and other Tardigrada from Woods Hole, Massachusetts, USA. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 89: 38-52.
- Pollock, L. W., 1970c. Distribution and dynamics of interstitial tardigrada at Woods Hole, Massachusetts, USA. *Ophelia*, 7: 145-166.
- Pollock, L. W., 1975. *Tardigrada*. En: A. C. Giese y J. S. Pearse [Eds.]. *Reproduction of marine invertebrates*. Academic Press, New York. Volumen 2. pp. 43-54.
- Pollock, L. W., 1995. New marine tardigrades from Hawaiian beach and phylogeny of the family Halechiniscidae. *Invertebrate Biology*, 114 (3): 220-235.
- Pospisil, P., 1992. 4. *Sampling methods from groundwater animals of unconsolidated sediments*. En: A. I. Camacho [Ed.]. *Natural History of Biospeleology*. Monografías del M.N.C.N. (C.S.I.C.). Madrid.
- Puglia, C. R., 1959. *Some aspects of the taxonomy, ecology and distribution of the tardigrades with emphasis on the tardigrades of East Central Colorado*. Tesis Doctoral. University Illinois, Zoology (nº Mi. c. 60-228). 125 pp.
- Rahm, G., 1937. *Tardigrada*. En: P. Schulze [Ed.]. *Biologie der tierre Deutschlands*. Vol. 5. Verlag von Gebrüder Borntraeger. Berlin
- Raineri, M., 1987. Histochemical investigations of Tardigrada. III. First evidence of neurosecretory cells in the cerebral ganglion of eutardigrades. *Selected Symposia and Monograph U. Z. I.*, 1: 57-72.
- Ramazzotti, G., 1962. Il phylum Tardigrada. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia*, 16: 1-595.
- Ramazzotti, G., 1972. Il phylum Tardigrada. II edizione riveduta aggiornata. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia*, 28: 1-732.
- Ramazzotti, G. y Maucci, W., 1982. A history of tardigrade taxonomy. *Proceedings of the III International Symposium on the Tardigrada*. East Tennessee State University Press. Tennessee.
- Ramazzotti, G. y Maucci, W., 1983. Il phylum Tardigrada. III edizione riveduta e aggiornata. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia Dott. Marco de Marchi*, 41: 1-1012.
- Ramløv, H., 2000. Aspects of cold tolerance in ectothermic animals. *Human reproduction*, 15: 26-46.

- Ramløv, H. y Westh, P., 2001. Cryptobiosis in the Eutardigrade *Adorybiotus (Richtersius) coronifer*: Tolerance to alcohols, temperatura and de novo protein synthesis. *Zoologischer Anzeiger*, 240: 517-523.
- Read, H. J., Martin, M. H. y Rayner, J. M. V., 1998. Invertebrates in woodlands polluted by heavy metals - An evaluation using canonical correspondence analysis. *Water, Air and Soil Pollution*, 106: 17-42.
- Rebecchi, L., 1991. Kariological analysis on *Macrobiotus pseudohufelendi* (Tardigrada, Macrobiotidae) and a new finding of a tetraploid population. *Caryologia*, 44 (3/4): 301-307.
- Rebecchi, L., 1997. Ultraestructural study of spermiogenesis and testicular and spermathecal spermatozoon of the gonochoristic Tardigrade *Xenobiotus pseudohufelandi* (Eutardigrada, Macrobiotidae). *Journal of Morphology*, 234: 11-24.
- Rebecchi, L., 2001. The spermatozoon in tardigrades: evolution and relationships with the environment. *Zoologischer Anzeiger*, 240: 525-533.
- Rebecchi, L. y Bertolani, R., 1988. New cases of parthenogenesis and polyploidy in the genus *Ramazzottius* (Tardigrada, Hypsibiidae) and a hypothesis concerning their origin. *Invertebrate Reproduction and Development*, 14: 187-196.
- Rebecchi, L. y Bertolani, R., 1994. Maturative pattern of ovary and testis in eutardigrades of freshwater and terrestrial habitats. *Invertebrate Reproduction and Development*, 26 (2): 107-118.
- Rebecchi, L. y Guidi, A., 1991. First SEM studies in tardigrade spermatozoon. *Invertebrate Reproduction and Development*, 19 (2): 151-156.
- Rebecchi, L. y Guidi, A., 1995. Spermatozoon ultrastructure in two species of *Amphibolus* (Eutardigrada, Eohypsibiidae). *Acta Zoologica*, 76 (2): 171-176.
- Rebecchi, L. y Nelson, D. R., 1998. Evaluation of a secondary sex character in eutardigrades. *Invertebrate Biology*, 117 (3): 194-198.
- Rebecchi, L., Guidi, A. y Bertolani, R., 2000a. Vol IX. Part B. Progress in male gamete ultrastructure and phylogeny. En: K. G. y R. G. Adiyodi y B. G. M. Jamieson [Eds.]. *Reproduction Biology of Invertebrates*. Oxford y IBH Publishing Co. PVT. LTD. New Delhi, Calcuta.
- Rebecchi, L., Guidi, A. y Bertolani, R., 2000b. Maturative pattern of the ovotestis in two hermaphrodite species of eutardigrades. *Invertebrate Reproduction and Development*, 37 (1): 25-34.
- Redi, C. A. y Garagna, S., 1987. Cytochemical evaluation of the nuclear DNA content as a tool for taxonomical studies in eutardigrades. *Selected Symposia and Monograph U. Z. I.*, 1: 73-80.
- Renaud-Mornant, J., 1982. Species diversity in marine Tardigrada. *Proceedings III International Symposia on Tardigrada*, Press Jonhson City, Tennessee: 149-178.

- Renaud-Mornant, J., 1987. Bathyal and abyssal Coronarctidae (Tardigrada), descriptions of new species and phylogenetical significance. *Selected Symposia and Monograph U. Z. I.*, 1: 229-252.
- Richters, F., 1902. *Beiträge zurkenntnis der fauna der umgebung von Frankfurt a. M.* Ber. Senckenb. Naturf. Ges.
- Rivas-Martínez, S., 1982. *Mapa de las series de vegetación de Madrid*. Escala 1:200.000. Diputación de Madrid, servicio Forestal de Medio Ambiente.
- Rivas, S. e Izco, J., 1987. *Vegetación*. En: E. Fernández Galiano y A. Ramos Fernández [Eds.]. *La Naturaleza de Madrid*. Comunidad de Madrid, Consejería de Agricultura y Ganadería. Madrid. pp. 153-189.
- Rodríguez Roda, J., 1946. *Contribución al estudio de los Tardígrados de España. Nota previa sobre los de Aralar*. En: R. Margalef [Ed.]. *Aportación al estudio de la fauna y flora vasco-navarra, Sierra de Aralar*. CSIC, Estación de Estudios Pirenaicos. Zaragoza
- Rodríguez Roda, J., 1947a. Contribución al estudio de los Tardígrados de España- Nota II. *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada*, 2: 111-115.
- Rodríguez Roda, J., 1947b. Contribución al estudio de los Tardígrados de España- Nota III. *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada*, 4: 101-106.
- Rodríguez Roda, J., 1947c. Algunos tardígrados de Fernando Pó. *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada*, 4: 149-159.
- Rodríguez Roda, J., 1949. Tardígrados del centro de España. *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada*, 6: 27-40.
- Rodríguez Roda, J., 1951. Algunos datos sobre la distribución de los tardígrados españoles. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 49: 75-83.
- Rodríguez Roda, J., 1952. Tardígrados de la Fauna Española. Tesis doctoral. *Trabajos del Museo de Ciencias Naturales de Barcelona. Nueva Serie Zoológica*, 1 (4): 1-84.
- Rohlf, F. J., 1992. *NTSYS-pc: Numerical taxonomy and multivariate analysis system*. Exenter Software.
- Romano, F. A., Barreras-Borrero, B. y Nelson, D. R., 2001. Ecological distribution and community analysis of Tardigrada from Choccolocco Creek, Alabama. *Zoologischer Anzeiger*, 240: 535-541.
- Ruppert, E. E., 1991. *Introduction to the Aschelminth phyla. A consideration of mesoderm, body cavities and cuticle*. En: F. W. Harrison y E. E. Ruppert [Eds.]. *Microscopic anatomy of invertebrates. Vol. 4. Aschelminthes*. New York. Wiley - Liss. Inc. pp 1-17.
- Saitou, N. y Nei, M., 1987. The neighbour-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular biology and evolution*, 4 (4): 406-425.
- Sánchez Moreno, S., 2004. *la nematofauna edáfica de la ribera del río Guadamar: un enfoque ecotoxicológico*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad de Alcalá de Henares. Madrid.

-
- Sanchíz, B. y García-Valdecasas, A., 1980. Criterios metodológicos y glosario español de términos utilizados en sistemática cladística. *Boletín de la Real Sociedad Española de historia natural*, 78: 223-244.
- Sayre, R. M., 1969. A method for culturing a predaceous tardigrade on the nematode *Panagrellus redivivus*. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 88 (2): 266-274.
- Schmidt-Rhaesa, A., 2001. Tardigrades-are they really miniaturized dwarfs?. *Zoologischer Anzeiger*, 240: 549-555.
- Schrank, F. P., 1803. Fauna boica. *Landshut*, 3 (1).
- Schulz, E., 1935. *Actinarctus doryphorus* nov. gen. nov. spec., ein Merkwürdiger Tardigrad aus der Nordsee. *Zoologischer Anzeiger*, 111: 285-288.
- Schuster, R. O., 1999. A new species of the genus *Diphascon* (Tardigrada) from Germany. *Acta Biol. Benrodis*, 10: 21-25.
- Schuster, R. O., Toftner, E. C. y Grifarick, A. A., 1977. Tardigrada of Pope Beach, lake Tahoe, California. *The Wasm. Journ. Biol.*, 35: 115-136.
- Schuster, R. O., Nelson, D. R., Grigarick, A. A. y Christenberry, D., 1980a. Systematic criteria of the Eutardigrada. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 99 (3): 284-303.
- Schuster, R. O., Grigarick, A. A. y Toftner, E. C., 1980b. A new species of *Echiniscus* from California (Tardigrada: Echiniscidae). *Pan-Pacific Entomologist*, 56 (4): 265-267.
- Schüttler, L. y Greven, H., 2001. Observations on the locomotion of tardigrades. *Acta Biologica Benrodis*, 11: 33-52.
- Scotland, R. W., 1992. Character coding. *Systematic Association Publications*, 10: 14-21.
- Scotland, R. W. y Carine, M. A., 2000. Classification or phylogenetic estimates?. *Cladistics*, 16 (4): 411-419.
- Seki, K. y Toyoshima, M., 1998. Preserving tardigrades under pressure. *Nature*, 395: 853-854.
- Sepkoski Jr., J. J., 1988. Alpha, beta or gamma: where does all the diversity go?. *Paleobiology*, 14 (3): 221-234.
- Siemann, E., Tilman, D., Haarstach, J. y Ritchie, M., 1998. Experimental test of the dependance of arthropod diversity on plant diversity. *The American Naturalist*, 152: 738-750.
- Sneath, P. H. A. y Sokal, R. R., 1973. *Numerical Taxonomy. The principles and practice of numerical classification*. W. H. Freeman and Company. San Francisco. 573 pp.
- Soberón, J. y Llorente, B. J., 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7: 480-488.
- Sokal, R. R., 1986. Phenetic taxonomy: theory and methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 423-442.
-

- Sparrow, A. H., Price, H. J. y Underbrink, A. G., 1972. *A survey of DNA content per cell and per chromosome for prokaryotic and eukaryotic organism: some evolutionary consideration*. En: H. H. Smith [Ed.]. *Evolution of genetic systems*. Brookhaven Symposia in Biology 23. New Yprk, Gordon and Breach. pp. 451-494.
- Spallanzani, L., 1776. *Opuscoli di fisica animali e vegetabile. Vol. 2. Il Tardigrado, etc*. Modena.
- Statsoft, I., 2001. *STATISTICA (data analysis software system)*. Statsoft Incorporated. Tolsa.
- Steiner, G, 1926. *Mathyechiniscus tetronyx* n. g., n. s. *Deutsch. Südpö-Exped., 1901-1903, Berlin y Lepzig*, 18 (Zool.): 478-481.
- Steiner, W. A., 1994a. The influence of air pollution on moss dewelling animals. 2. Aquatic fauna with emphasis on Nematoda and Tardigrada. *Revue Suisse de Zoologie*, 101 (3): 699-724.
- Steiner, W. A., 1994b. The influence of air pollution on moss dewelling animals. 4. seasonal and long-term fluctuations on rotifer, nematode and tardigrade populations. *Revue Suisse de Zoologie*, 101 (4): 1017-1031.
- Strayer, D., Nelson, D. R. y O'Donnell, E., 1994. Tardigrades from shollow groundwaters in South eastern New Yprk, with the first record of *Thulinia* from North America. *Trnas. amer. Microsc. Soc.*, 113 (3): 325-332.
- Strong, E. E. y Lipscomb, D., 1999. Character coding and inapplicable data. *Cladistics*, 15: 363-371.
- Swofford, D. L., 2001. *PAUP. Phylogenetic analysis using parsimony*.
- Swofford, D. L. y Begle, D. P., 1993. *User's manual for PAUP, Phylogenetic analysis using parsimony, cersion 3.1*. Illinois Natural History Survey, Champaign.
- Szymanska, B., 1994. Interdependence between storage bodies and egg developmental stages in *Macrobiotus richtersi* Murray, 1911 (Tardigrada). *Acta Biologuca Cracoviensia*, XXXVI: 41-51.
- Ter Braak, C. J. F., 1987. *Ordination*. En: R. H. G Jongman , C. J. F. Braak y O. F. R. van Tongeren [Eds.]. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge university Press. Cambridge, UK. pp. 91-153.
- Thulin, G, 1928. Über die phylogenie und das system der Tardigraden. *Hereditas*, 11: 207-266.
- Thulin, G, 1942. Ein never mariner Tardigrad. *Meddel. Güteborgs Mus. Zool.*, 99.
- Tierney, L., 1994. Markov chain for exploring posterior distributions (with discussion). *Annals of statistics*, 22: 1701-1762.
- Tokeshi, M., 1993. Species abundance patterns and community structure. *Advances in Ecological Research*, 24: 111-186.
- Utsugi, K., Hiraoka, T. y Nunomura, N., 1997. On the relations between tardigrade fauna and bryophite flora in Toyama Prefecture. *Bulletin of the Toyama Science Museum*, 20: 57-71.

- UNEP. 1992. *Convention on biological diversity*. United Nations Enviromental Programm, Enviromental Law and Institutions Program Activity.
- Valentine, J. W. y Collins, A. G., 2000. The significance of moulting in Ecdysozoan evolution. *Evolution y Development*, 2 (3), 152-156.
- Vargha, B., 1995. Three new tardigrades speices from Hungary. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 41 (4): 301-313.
- Villora Moreno, S., 1993. Redescription and ecology of *Batillipes phreaticus* Renaud-Debyser, 1959 (Arthrotardigrada, Batillipedidae) in the gulf of Valencia (western Mediterranean). *Cahiers de Biologie Marine*, 34(3): 387-399.
- Villora Moreno, S., 1998. Deep-sea Tardigrada from South Shetland Islands (Antarctica) with description of *Angursa antarctica* sp. nov. (Arthrotardigrada, Halechiniscidae. *Polar-Biology*, 19 (5): 336-341.
- Villora Moreno, S. y De Zio Grimaldi, S., 1996. New record of marine Tardigrada in the Mediterranean Sea. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 116 (1/2): 149-166.
- Voigt, S., 1843. *Das tierreich geordnet nach seiner organisation*. Vol. 6, Leipzig.
- Von Wenck, W., 1914. Entwicklungsgeschich tliche untersuchungen and tardigraden (*Macrobotus lacustri* Duj.). *Jahrb. Abt. anat.*, 37: 465-514.
- Walz, B., 1978. Electron microscopic investigation of cephalic sense organs of the tardigrade *Macrobotus hufelandi* C. A. S. Schultze. *Zoomorphologie*, 89: 1-19.
- Walz, B., 1982. Moltingin Tardigrada. A review including new results on cuticle formation in *Macrobotus hufelandi*. *Proceedings if the III International Symposia on Tardigrada*, Jonhson City: 129-142.
- Wasson, K., 1999. *Hermaphroditism*. En: E. Knobil y J. D. Neill [Eds.]. *Enciclopedia of reproduction*. Academic Press, San Diego. pp. 610-616.
- Weglarska, B., 1975. Studies on the morfology of *Macrobotus richtersi* Murray 1911. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia Dott. Marco de Marchi*, 32 (Suppl.): 445-464.
- Weglarska, B., 1980. Light and electron microscopic studies on excretory system of *Macrobotus richtersi* Murray, 1911 (Eutardigrada). *Cell. Tissud. Res.*, 207: 171-182.
- Weglarska, B., 1987. Morphology and ultraestructure of the excretory system in *Dactylobiotus dispar* (Murray) (Eutardigrada). *Selected Symposia and Monograph U. Z. I.*, 1: 25-33.
- Weglarska, B., 1989. Ultrastructure of tardigrade *Dactylobiotus dispar* (Murray, 1907) cuticle. *ActaBiologica Cracoviense*, 31: 57-62.
- Westh, P. y Ramløv, H., 1991. Trehalose accumulation in the tardigrade *Adorybiotus coronifer* during anhydrobiosis. *Journal of Experimental Zoology*, 258 (3): 303-311.
- Whittaker, R. H., 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21 (2/3): 213-251.

- Whittington, H. B. y Briggs, D. E. G., 1985. The largest Cambrian animal, *Anomalocaris*, Burgess Shale, British Columbia *Philosophical transaction of the Royal Society of London*, Serie B, *Biological Science*, 309: 569-609.
- Winnepenninckx, B., Backeljau, T., Mackley, L. Y., Brook, J. M., de Wachter, R., Kumar, S y Garey, J. R., 1995. 18 rRNA data indicate that Aschelminthes are polyphyletic in origin and consist of at least three distinct clades. *Mol. Biol. Evol.*, 12 (6): 1132-1137.
- Wright, J. C., 1988. Structural correlates of permeability and tun formation in tardigrade cuticle. An image analysis study. *Journal of ultrastructure and molecular research*, 101: 23-39.
- Wright, J. C., 1989. Dessication tolerance and water-retentive mechanism in tardigrades. *J. Exp. Biol.*, 142: 267-292.
- Wright, J. C., 1991. The significance of four xeric parameters in the ecology of terrestrial Tardigrada. *The Zoological Society of London*, 224: 59-77.
- Wright, J. C., 2001. Crytobiosis 300 years on from van Leuwenhoek: what have we learned about tardigrades?. *Zoologischer Anzeiger*, 240: 563-582.
- Wright, J. C., Westh, P. y Ramløv, H., 1992. Criptobiosis in Tardigrada. *Biol. Rev.*, 67: 1-29.
- Zrzavý, J., Mihulka, S., Kepka, P., Bezdek, A. y Tietz, D., 1998. Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence. *Cladistics*, 14: 249-285.